SHOUT
SHARE
IT

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 149	65 S.	Stuttgart, 31. 8. 1989

Der Schädel von *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (Amphibia, Stegocephalia) aus dem Oberen Buntsandstein (Trias) des Schwarzwaldes (SW-Deutschland)

The skull of *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (Amphibia, Stegocephalia) from the Upper Buntsandstein (Triassic) of the Black Forest (SW-Germany)

Von Donat Kamphausen, Nürnberg*)

SMITHSONIAN
JAN 19 1990
LIBRARIES

Mit 9 Tafeln, 11 Abbildungen, 1 Tabelle

Summary

The skull of the stegocephalian *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam from the Upper Buntsandtein of the Black Forest is redescribed. The species shows the following chaercteristic features: a closed otic notch**), no contact of the frontal with the border of the orbital opening and a double Apertura praemaxillaris. Based on the last two features the species belongs to the family Benthosuchidae. In this paper the nearest relatives of *Eocyclotosaurus woschmidti*, namely *Eocyclotosaurus lehmani* (Heyler), *Meyerosuchus fuerstenberganus* (H. v. Meyer), and *Odenwaldia heidelbergensis* Morales & Kamphausen are revised together with the members of the family Capitosauridae, *Stenotosaurus semiclausus* (Swinton), *Stenotosaurus gracilis* Kamphausen and *Procyclotosaurus stantonensis* (Woodward), which were incorrectly connected to the first group. The comparisons show that the double Apertura praemaxillaris and the missing contact of the frontal with the border of the orbit are primitive features, but the closure of the otic notch must be seen as derived.

Eocyclotosaurus ist not a direct ancestor of *Cyclotosaurus* Fraas, because the most probable ancestor *Parotosuchus* Očev & Shishkin already shows the contact of the frontal with the border of the orbit. Instead it shows a close relationship to *Benthosuchus* Efremov and *Odenwaldia* Morales & Kamphausen and a little more distantly to *Wetlugasaurus* Riabinin. The latter three genera possess an open otic notch and the frontal has no contact with the orbit. This shows that the closure of the otic notch is polyphyletic.

*) Dissertation an der Universität Stuttgart (D 93).

**) Der Begriff „geschlossener Ohrschlitz" ist ein Terminus technicus; er bedeutet, daß sich Squamosum und Tabulare am Schädelhinterrand an einer Sutur vereinigen und somit eine annähernd runde Otica bilden.

Résumé

Le crâne du stégocéphale *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM du Buntsandstein supérieur de la Forêt Noire est décrit de nouveau. L'espèce présente les caractères suivants: échancrure auriculaire fermée*, absence de contact entre l'os frontal et le bord orbitaire et double apertura praemaxillaris. En raison des deux derniers caractères ci-dessus, l'espèce en question appartient à la famille des Benthosuchidae. De plus, les proches parents de l'*Eocyclotosaurus woschmidti,* l'*Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER), le *Meyerosuchus fuerstenberganus* (H. v. MEYER), l'*Odenwaldia heidelbergensis* MORALES & KAMPHAUSEN ainsi que les membres de la famille des capitosauridae le *Stenotosaurus semiclausus* (WOODWARD) qui ont été mis en relation avec le premier groupe par erreur, ont fait lieu d'une révision. Une comparaison permet de reconnaître que la double apertura praemaxillaris ainsi que l'absence de contact de l'os frontal avec le bord orbitaire sont des caractères archaïques mais que l'échancrure auriculaire fermée doit être considérée comme étant dérivée.

L'Eocyclotosaurus n'est pas un ancêtre direct du *Cyclotosaurus* FRAAS, car son ancêtre le plus probable, le *Parotosuchus* OČEV & SHISHKIN, présente déjà le contact entre l'os frontal et le bord orbitaire. L'*Eocyclotosaurus* est plustôt proche parent du *Benthosuchus* EFREMOV et du *Odenwaldia* MORALES & KAMPHAUSEN et un parent un peu plus éloigné du *Wetlugasaurus* RIABININ. Ces trois derniers genres possèdent une échancrure auriculaire ouverte et l'os frontal n'a pas de contact avec l'orbite. Ceci montre que le processus de fermeture de l'échancrure auriculaire s'est produit polyphylétiquement.

Zusammenfassung

Der Schädel des Stegocephalen *Eocyclotosaurus* ORTLAM aus dem Oberen Buntsandstein des Schwarzwaldes wird neu beschrieben. Die Art weist folgende charakteristische Merkmale auf: einen geschlossenen Ohrschlitz**), fehlenden Kontakt des Frontale mit der Begrenzung der Orbita sowie eine doppelte Apertura praemaxillaris. Auf Grund der beiden letztgenannten Merkmale gehört die Art in die Familie Benthosuchidae. Im weiteren werden die nächsten Verwandten von *Eocyclotosaurus woschmidti,* nämlich *Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER), *Meyerosuchus fuerstenberganus* (H. v. MEYER), *Odenwaldia heidelbergensis* MORALES & KAMPHAUSEN sowie die Angehörigen der Familie Capitosauridae, *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON), *Stenotosaurus gracilis* KAMPHAUSEN und *Procyclotosaurus stantonensis* WOODWARD), die mit der ersten Gruppe irrtümlich in Verbindung gebracht wurden, revidiert. Der Vergleich läßt erkennen, daß die doppelte Apertura praemaxillaris und der fehlende Kontakt des Frontale mit der Begrenzung der Orbita altertümliche Merkmale sind, die Schließung des Ohrschlitzes aber als abgeleitet angesehen werden muß.

Eocyclotosaurus ist kein direkter Vorfahre von *Cyclotosaurus* FRAAS, da dessen wahrscheinlichster Vorfahre *Parotosuchus* OČEV & SHISHKIN bereits den Kontakt des Frontale mit dem Orbitarand aufweist. *Eocyclotosaurus* ist vielmehr nahe verwandt mit *Benthosuchus* EFREMOV und *Odenwaldia* MORALES & KAMPHAUSEN, entfernt verwandt mit *Wetlugasaurus* RIABININ. Letztere drei Gattungen besitzen einen offenen Ohrschlitz, und das Frontale hat keinen Kontakt zur Orbita. Dies zeigt, daß der Vorgang der Schließung des Ohrschlitzes polyphyletisch erfolgt ist.

---

*) The expression „closed otic notch" is a technical term which means that the squamosal and tabular join at the posterior border of the skull and consequently form a circular otic foramen.

*) Le terme d' l'echancrure auriculaire fermée" signifie qu'au bord postérieur du crâne le squamosum et le tabulaire sont reliés par une suture formant ainsi une otica à peu près ronde.

Inhalt

1. Einleitung 4
1.1. Aufgabenstellung 4
1.2. Historischer Teil 5
1.3. Aufbewahrungsorte des untersuchten Materials 8
1.4. Abkürzungen der anatomischen Bezeichnungen 8

2. Beschreibung des Schädels von *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM 9
2.1. Das Schädeldach 9
2.1.1. Knochen des Schädeldaches 9
2.1.2. Öffnungen im Schädeldach 12
2.1.3. Sinneskanäle 13
2.2. Der Gaumen 14
2.2.1. Knochen des Gaumens 14
2.2.2. Öffnungen des Gaumens 17
2.2.3. Bezahnung 17
2.3. Das Hinterhaupt 18
2.3.1. Knochen des Hinterhauptes 18
2.3.2. Öffnungen des Hinterhauptes 20
2.3.3. Gehörregion 20
2.3.4. Nervensystem 20
2.4. Erhaltungszustand 21

3. Systematik 21
3.1. Familia Benthosuchidae 21
Subfamilia Heylerosaurinae 22
Genus *Eocyclotosaurus* ORTLAM 1970 22
Eocyclotosaurus woschmidti ORTLAM 1970 22
Eocyclotosaurus lehmani (HEYLER 1969) 23
Genus *Odenwaldia* MORALES & KAMPHAUSEN 1984 26
Odenwaldia heidelbergensis MORALES & KAMPHAUSEN 1984 26
Genus *Meyerosuchus* OĆEV 1966 26
Meyerosuchus fuerstenberganus (v. MEYER 1855) 28
3.2. Familia Capitosauridae 30
Subfamilia Stenotosaurinae 30
Genus *Stenotosaurus* ROMER 1947 31
Stenotosaurus semiclausus (SWINTON 1927) 31
Stenotosaurus gracilis KAMPHAUSEN 1983 33
Genus *Procyclotosaurus* WATSON 1958 33
Procyclotosaurus stantonensis (WATSON 1958) 33

4. Vergleich von *Eocyclotosaurus* mit anderen Stegocephalen des Buntsandsteins . . . 35

5. Diskussion 37
5.1. Phylogenie 37
5.2. Ökologie 40
5.3. Stratigraphie 41

6. Literatur 43

Dank

Für die Überlassung des Themas und seine Hilfsbereitschaft bei der Ausarbeitung danke ich an erster Stelle Herrn Prof. Dr. B. ZIEGLER, ebenso für die Gewährung der nötigen Zeit für meine Untersuchungen.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Dr. R. WILD, der die Arbeit betreute und ihre Fortsetzung stets mit seinem Rat förderte.

Für die präparatorischen Arbeiten sei an erster Stelle Herrn P. RIEDERLE gedankt, durch dessen exakte Präparation manches erst erkannt werden konnte. Für weitere präparatorische Hilfe bedanke ich mich bei Herrn H. U. FLÜGGE.

Mein Dank gilt auch den Mitarbeitern des Staatlichen Museums für Naturkunde, mit denen ich stets den Fortschritt der Arbeit diskutieren konnte, den Herren Prof. Dr. K. D. ADAM, Dr. G. BLOOS, Dr. G. DIETL, Dr. E. P. HEIZMANN, Dr. M. MARTIN, Dr. M. URLICHS, Dr. G. v. WAHLERT, Dr. M. WARTH und Dr. H. WERMUTH.

Für die leihweise Überlassung von Fossilmaterial und Anregungen bedanke ich mich bei Dr. A. J. CHARIG, British Museum (Natural History) London; Dr. W. C. DULLO, Paläontologisches Institut, Universität Erlangen; Prof. Dr. J.-C. GALL, Institut de Géologie, Université Louis Pasteur, Strasbourg; L. GRAUVOGEL, Ringendorf, Frankreich; Dr. D. HEYLER, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Dr. R. P. S. JEFFERIES, British Museum (National History) London; Prof. Dr. U. JUX, Geologisches Institut der Universität Köln; Dr. E. KÖCHER, Nagold; Dr. F. LEITZ, Redwitz; Dr. E. W. Graf zu LYNAR, Fürstenberg Sammlungen, Donaueschingen; Dr. F. MARTIN, Kronach; Dr. A. C. MILNER, British Museum (National History) London; Dr. A. R. MILNER, Birkbeck College, University of London; M. MORALES, Department of Paleontology, University of California, Berkeley; Dr. G. PLODOWSKI, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt; C. SCHMITT, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt; Dr. A. WARREN, Department of Zoology, La Trobe University, Melbourne; Prof. Dr. F. WESTPHAL, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen.

Für photographische Arbeiten danke ich Herrn H. LUMPE, Stuttgart.

1. Einleitung

1.1. Aufgabenstellung

Zu Beginn der sechziger Jahre wurde in einem Steinbruch bei Rotfelden, Landkreis Calw, Baden-Württemberg (Bl. 7318 Stammheim) der Schädel eines capitosauroiden Stegocephalen entdeckt. Dieses Fossil gelangte durch die Vermittlung des Tierarztes Dr. E. KÖCHER in das Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart. Die Erstbeschreibung des bis dahin noch unpräparierten Schädels erfolgte im Jahre 1970 als *Eocyclotosaurus woschmidti* durch D. ORTLAM. D. ORTLAM sah von einer Präparation des Schädels ab, da der Knochen durch den Vivianitisierungsprozeß äußerst brüchig geworden war. Im Jahre 1974 wurde im Staatlichen Museum für Naturkunde durch P. RIEDERLE die Präparation durchgeführt. Nach der Freilegung und Reinigung sämtlicher das Schädeldach bildender Skelettelemente zeigte es sich, daß nur ein geringer Teil fehlte. Einige isolierte Fragmente des Schädels wurden auf Grund des Gegenabdruckes in ihre Position gebracht. Danach blieben noch kleine Reste des Schädeldaches, die anhand der erhaltenen Teile der jeweils anderen Schädelhälfte spiegelbildlich rekonstruiert wurden (Abb. 1).

Im Jahre 1978 wurde auf Anregung des Wirbeltierpaläontologen J. COSGRIFF, University of California, Berkeley – der bei einem Besuch im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg, die nahe Verwandtschaft zu *„Capitosaurus" fuerstenberganus* zu erkennen glaubte – auch die Gaumenseite freigelegt.

Im Januar 1980 schließlich wurde die Occipitalregion des Schädels präpariert. Dies war notwendig, um die genaue Lage des Foramen paraquadratum zu ermitteln. Bisher war die Lage des Foramens unter anderem von den Capitosauroidea *Paracyclotosaurus davidi* WATSON, *Parotosuchus birdi* BROWN, *Parotosuchus peabodyi* WELLES & COSGRIFF, *Wetlugasaurus angustifrons* RIABININ sowie von *Mastodonsaurus* genauer bekannt. Bei der Freilegung der Occipitalregion wurde nicht nur oben genanntes Foramen gefunden, es zeigte sich auch, daß das Exemplar einen vollkommen erhaltenen Gehirnschädel aufwies.

Es stellten sich somit folgende Aufgaben:

1. Neubeschreibung des Schädels
2. Überprüfung seiner systematischen Stellung
3. Klärung seiner Verwandtschaftsbeziehungen

1.2. Historischer Teil

Den ersten capitosauroiden Buntsandstein-Stegocephalen Südwestdeutschlands erwähnte H. v. MEYER 1847: 186 als *Labyrinthodon Fürstenbergianus*. Es handelte sich um den Abdruck einer Gaumenseite in einem Sandsteinblock aus der Gegend von Villingen. Der Fund wurde durch E. WEPFER (1923: 15) in den als Kieselsandstein bezeichneten oberen Teil des Mittleren Buntsandsteins gestellt. Bei diesem Exemplar fehlt die Schnauzenspitze bis in Höhe des Vomer sowie der hintere Teil des Gaumenabdruckes bis fast zur Hälfte der Gaumenfenster. Dennoch ist an diesem Fund die Schmalschnauzigkeit deutlich feststellbar, was ihn klar von *Parotosuchus nasutus* (H. v. MEYER 1858), dem früheren *Capitosaurus nasutus* H. v. MEYER 1858, unterscheidet. Die ungewöhnliche Länge und Schmalheit der Vomerplatte führte dazu, daß im Laufe der nächsten Jahrzehnte F. A. v. ALBERTI (1864: 238) und E. WEPPER (1923: 15) den Abdruck sogar zu *Trematosaurus* stellten (Taf. 7, Fig. 1).

Der zweite Fund aus dem Buntsandstein des Schwarzwaldes, ebenfalls aus der Gegend von Villingen, gelangte 1927 an das British Museum (Natural History) nach London. Er wurde von W. E. SWINTON als *Capitosaurus semiclausus* beschrieben. Den Artnamen *semiclausus* gab W. E. SWINTON, weil er annahm, daß der Ohrschlitz bei diesem Exemplar ein intermediäres Stadium zwischen noch offenem und bereits geschlossenem Ohrschlitz darstellte. Bei dem Material, das W. E. SWINTON zur Verfügung stand, handelte es sich um den fast vollständigen Abdruck einer Schädeloberseite und den Steinkern mit einer dünnen Knochenauflage, an dem allerdings gerade jene Teile fehlten (Taf. 9, Fig. 1), die bei dem von H. v. MEYER beschriebenen Exemplar vorhanden waren.

1937 beschrieb T. EDINGER von Hallwangen bei Freudenstadt aus dem oberen Mittleren Buntsandstein den Abdruck eines „*Capitosaurus*"-Gaumens, den sie zu „*C. fürstenberganus*", dem heutigen *Meyerosuchus fuerstenberganus* (v. MEYER) stellte. Sie vermutete in der gleichen Arbeit, daß „*C.*" *semiclausus* zu „*C.*" *fürstenberganus*" gehörte. 1947 stellte A. S. ROMER sowohl „*C.*" *semiclausus* als auch „*C.*" *fuerstenberganus* in die neue Gattung *Stenotosaurus*. Merkmale dieser Gattung sollten die Schmalheit des Schädels und der Ausschluß des Jugale von der Begrenzung der Orbita sein. Das 1937 von T. EDINGER beschriebene Exemplar (Taf. 7, Fig. 2) zeigt auf Grund des besseren Erhaltungszustandes gegenüber dem von H. v. MEYER beschriebenen Gaumenfragment eine doppelte Apertura praemaxillaris. Dieses Merkmal ist mit einem weiteren wichtigen Merkmal gekoppelt: dem fehlenden Kontakt der Frontalia mit den Orbitae (D. KAMPHAUSEN 1983). Bei *Stenotosaurus semiclausus* haben die Frontalia aber Kontakt zu den Augenrändern (Abb. 10; Taf. 9, Fig. 1).

Ebenfalls im Jahre 1947 stellte S. P. WELLES vier isolierte Bruchstücke eines Schädeldaches aus der Upper Moenkopi Formation (obere Untertrias) von Nordarizona zu der von ihm im gleichen Jahr begründeten Gattung *Rhadalognathus*. Einzige Art dieser Gattung ist *Rhadalognathus boweni* WELLES 1947. Diese Teile haben sehr große Ähnlichkeit mit dem 1970 von D. ORTLAM begründeten *Eocyclotosaurus*. Da

der Holotypus von *R. boweni* ein Unterkieferast ist, bestehen heute erhebliche Zweifel, ob die Schädelteile zur selben Art gehören. Ob die Schädelteile zu *Eocyclotosaurus* gestellt werden können, ist Gegenstand einer noch nicht abgeschlossenen Untersuchung (M. MORALES, in Vorb.). S. P. WELLES stellte bei den von ihm zu *R. boweni* gestellten Bruchstücken den Ausschluß der Frontalia von der Umrandung der Orbitae sowie einen geschlossenen Ohrschlitz fest. Ersteres Merkmal ist hierbei besonders wichtig, weil unter den Capitosauridae lediglich bei *Wetlugasaurus* RIABININ 1930 der Ausschluß des Frontale von der Umrandung der Orbita bekannt war. Schon 1935 erkannte G. SÄVE-SÖDERBERGH dies als ein ursprüngliches Merkmal und stellte deshalb die Familie Wetlugasauridae auf.

1961 publizierte W. SIMON den Fund eines Stegocephalen und stellte ihn in die nächste Verwandtschaft von *Trematosaurus.* Dieses Exemplar aus dem höchsten Mittleren Buntsandstein des Odenwaldes wurde inzwischen als *Odenwaldia heidelbergensis* n.g. n.sp. MORALES & KAMPHAUSEN (1984: 673–683) beschrieben. Diese Art weist eine doppelte Apertura praemaxillaris auf, wodurch sie enge Beziehungen zu *M. fuerstenberganus* hat.

1962 hob D. M. S. WATSON die Gattung *Stenotosaurus* ROMER wieder auf und stellte sie zu *Parotosaurus* JAEKEL 1922. Unter diesem Namen wurden alle Capitosauridae mit offenem Ohrschlitz zusammengefaßt. Dem folgten 1965 S. P. WELLES & J. COSGRIFF. 1968 bemerkten V. G. OĆEV & M. A. SHISHKIN, daß der Name *Parotosaurus* bereits seit 1914 durch G. A. BOULENGER für eine Echse präokkupiert war. Die Autoren führten deshalb den neuen Namen *Parotosuchus* ein.

1969 beschrieb D. HEYLER den Neufund eines Stegocephalen, der schmalschnauzig ist und dessen Jugale von der Orbita ausgeschlossen ist. D. HEYLER glaubte, daß der neu gefundene Schädel nahe verwandt mit „*C*". *semiclausus* sei. Er griff den alten Gattungsnamen A. S. ROMERS wieder auf, indem er sein neues Exemplar *Stenotosaurus lehmani* nannte. Da D. HEYLER die Lacrimalflexur des Infraorbitalkanals nicht erkannte und den Schädel ohne Berücksichtigung dieses wichtigen Merkmals beschrieb, glaubte M. A. SHISHKIN 1980, es liege hier eine neue Gattung vor, die er *Heylerosaurus* nannte. Dieser Irrtum wurde aber inzwischen revidiert (D. KAMPHAUSEN & M. MORALES 1981).

Ein Jahr nach der Arbeit HEYLERS publizierte D. ORTLAM die Erstbeschreibung von *Eocyclotosaurus woschmidti.* D. ORTLAM nahm für diese Art eine nahe Verwandtschaft zu „*C.*" *semiclausus* an.

1974 vermutete R. PATON, daß der Ohrschlitz von „*C.*" *semiclausus* geschlossen sei und lediglich auf Grund des jugendlichen Alters des Exemplars noch halb geöffnet erscheine. Der Grund für das Auseinanderklaffen von Squamosum und Tabulare muß aber nicht unbedingt auf das juvenile Alter zurückzuführen sein, sondern könnte auch postmortal z. B. durch Auflösung des Schädels entlang der Schädelnähte, entstanden sein, wie dies etwa bei *Mastodonsaurus* aus dem Lettenkeuper von Kupferzell bekannt ist (D. KAMPHAUSEN 1983).

Einen weiteren Fund aus dem Voltziensandstein der Vogesen publizierte D. HEYLER im Jahre 1976. Er stellte dieses Exemplar zu *Stenotosaurus lehmani.* Der Erhaltungszustand des Fundes ist allerdings sehr schlecht. H. HEYLER nimmt in seiner Arbeit eine nahe Verwandtschaft von *S. lehmani, S. semiclausus* und *Eocyclotosaurus woschmidti* an. Diese Ansicht wurde allerdings 1981 widerlegt (D. KAMPHAUSEN & M. MORALES); es wurde festgestellt, daß *S. lehmani* zur Gattung *Eocyclotosaurus* gehört.

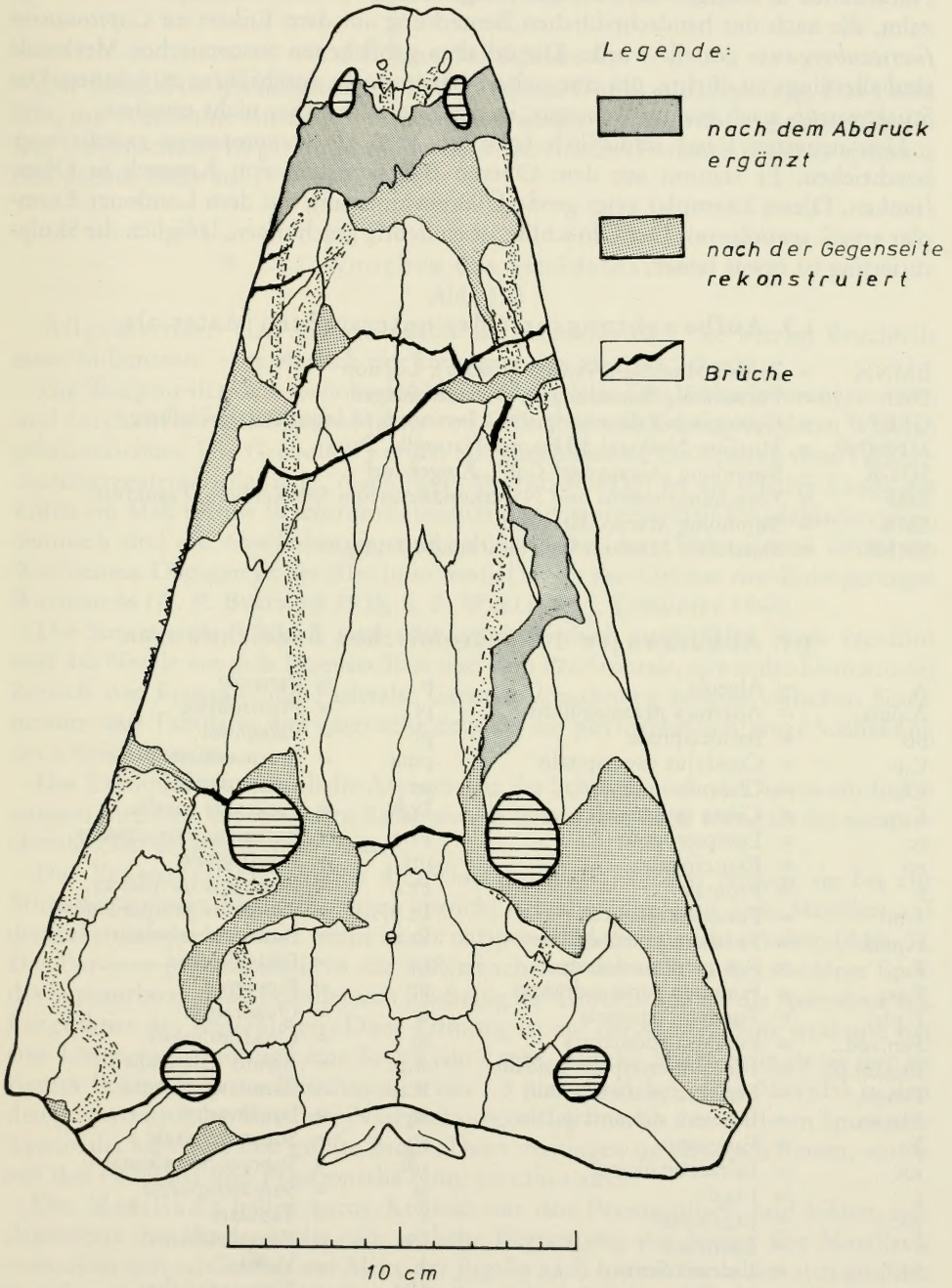


Abb. 1. Präparation und Rekonstruktion des Schädeldaches von *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM (SMNS 51562).

1980 fand ich in den paläontologischen Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart den unvollständigen Abdruck einer Vomerplatte mit Fangzahn, die nach der handschriftlichen Bemerkung auf dem Etikett zu *Capitosaurus fuerstenberganus* gestellt wurde. Die erhalten gebliebenen anatomischen Merkmale sind allerdings zu dürftig, um eine sichere Bestimmung durchführen zu können. Das Stück wurde, nach meiner Kenntnis, in der Literatur bisher nicht erwähnt.

Den neuesten Fund schließlich habe ich 1983 als *Stenotosaurus gracilis* n.sp. beschrieben. Er stammt aus dem Oberen Buntsandstein von Kronach in Oberfranken. Dieses Exemplar zeigt große Übereinstimmung mit dem Londoner Exemplar von *S. semiclausus*. Der Ohrschlitz ist eindeutig geschlossen, lediglich die Skulpturierung ist etwas feiner.

1.3. Aufbewahrungsorte des untersuchten Materials

BMNH = British Museum (Natural History), London
FSD = Fürstenberg Sammlungen, Donaueschingen
GPIH = Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Heidelberg
MNHNP = Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
SGGR = Sammlung „Grauvogel-Gall", Ringendorf
SMF = Forschungsinstitut und Naturkundemuseum Senckenberg, Frankfurt
SMK = Sammlung Martin, Kronach
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

1.4. Abkürzungen der anatomischen Bezeichnungen

A = Alveole
A.pmx. = Apertura praemaxillaris
bo = Basioccipitale
C.e. = Condylus exoccipitalis
Ch = Choane
C.m. = Crista muscularis
ec = Ectopterygoid
eo = Exoccipitale
f = Frontale
F.m. = Foramen magnum
F.pmx. = Foramen praemaxillare
F.q. = Foramen quadratum
F.pq. = Foramen paraquadratum
F.par. = Foramen parietale
Fen.add. = Fenestra adductoria
Fen.int.pt. = Fenestra interpterygoidalis
Fen.pt. = Fenestra posttemporalis
Fen.so. = Fenestra supraoccipitalis
Fz = Fangzahn
ioc = Infraorbitalkanal
j = Jugale
juc = Jugalkanal
l = Lacrimale
l.f. = Lacrimalflexur
m = Maxillare
N = Nares
n = Nasale
O = Orbita
Ot = Otica
p = Parietale
pf = Postfrontale
pl = Palatinum
pmx = Praemaxillare
pp = Postparietale
Pr.b. = Processus basalis
Pr.e. = Processus exoccipitalis
prf = Praefrontale
Pr.l. = Processus lamellosus
Pr.p. = Processus postparietalis
Pr.t. = Processus tabularis
ps = Parasphenoid
pt = Pterygoid
q = Quadratum
qj = Quadratojugale
R.p. = Ramus palatinalis
R.q. = Ramus quadratus
sq = Squamosum
so = Supraoccipitale
soc = Supraoccipitalkanal
st = Supratemporale
t = Tabulare
tec = Temporalkanal
v = Vomer
VII = Nervus facialis
X = Nervus vagus
XI = Nervus accessorius
XII = Nervus hypoglossus

2. Beschreibung des Schädels von *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM

Abb. 1–5, Taf. 1, Fig.1, 2; Taf. 4, Fig. 1, 3; Taf. 5, Fig. 1–4

2.1. Das Schädeldach

Der Schädel ist schmalschnauzig und in seinem Umriß spitzdreieckig. Das Profil fällt, mit Ausnahme einer kleinen Delle rostrad der Augen, relativ gleichmäßig ab. Der Gehirnschädel ist gerundet und weist im Bereich des Foramen parietale ebenfalls eine leichte Delle auf (Taf. 4, Fig. 1).

2.1.1. Knochen des Schädeldaches

Abb. 1, 2

Allgemeines.– Die Knochenstärke ist unterschiedlich. Sie beträgt Bruchteile eines Millimeters – im Bereich der Suturen – bis zu etwa 2,5 mm.

Die Skulptur der Knochenoberfläche ist relativ fein. Die Verknöcherungszentren sind durch ein unregelmäßiges Muster von Grübchen und kaum gerundeten Wülsten gekennzeichnet. Die Grübchen werden mit zunehmender Entfernung vom Verknöcherungszentrum rillenartig. Nach A. P. BYSTROW (1935) ist die relative Länge der Rillen ein Maß für die Wachstumsintensität der entsprechenden Schädeldachregion; demnach sind die Abschnitte vor und seitlich hinter der Orbita Zonen intensiven Wachstums. Dagegen ist der Abschnitt medial hinter den Orbitae eine Zone geringen Wachstums (A. P. BYSTROW 1935, S. P. WELLES & J. COSGRIFF 1965).

Die Suturen des Schädels sind sehr unterschiedlich ausgebildet. Stark verzahnt sind das Nasale mit dem Praemaxillare und dem Praefrontale, sowie die Elemente im Bereich von Frontale und Parietale. Geringe Verzahnung besteht zwischen Squamosum und Tabulare; dies zeigt sehr deutlich die phylogenetisch junge Schließung des Ohrschlitzes an.

Das Exemplar zeigt deutliche Asymmetrie der Schädelknochen. Die jeweils linksseitigen Elemente der medianen Reihe weisen stets weiter nach vorne als das entsprechende Element der rechten Seite.

Die Praemaxillaria bilden die Schnauzenspitze. Medial reichen sie bis zur Mitte der äußeren Nasenöffnungen zurück; lateral ist die Sutur zum Maxillare auf der linken Seite erkennbar; rechts ist die entsprechende Stelle nicht erhalten (Abb. 1). Das Foramen praemaxillaris ist nur äußerst schwach entwickelt. Am vorderen Ende des Supraorbitalkanals befindet sich beidseitig der Durchbruch für die Aufnahme des Fangzahnes des Unterkiefers. Diese Öffnung ist auf der rechten Seite oval und hat eine Länge von 4 mm und eine Breite von 2 mm. Auf der linken Seite ist sie nur als rundes Loch mit einem Durchmesser von 1,5 mm entwickelt. Die Nasalia bilden den posteromedialen Rand der Nasenöffnungen. Im Bereich der vorderen Spitze der Lacrimalia haben sie ihre größte Breite. Dann verjüngen sie sich nach hinten, wo sie mit den Frontalia und Praefrontalia innig verzahnt sind.

Die Maxillaria haben vorne Kontakt mit den Praemaxillaria und bilden, mit Ausnahme des Vorderrandes, die seitliche Begrenzung der Nares. Die Maxillaria erstrecken sich seitlich bis zur Mitte der Jugalia nach hinten. Sie bilden den größten Teil des seitlichen Randes im Praeorbitalbereich und stellen die äußere Begrenzung der Nasalia, Lacrimalia und Jugalia dar.

Die Lacrimalia haben eine längliche Form. Sie liegen jeweils eingekeilt zwischen Maxillare, Nasale, Praefrontale und Jugale. Der seitliche Rand der Lacrimalia wird in

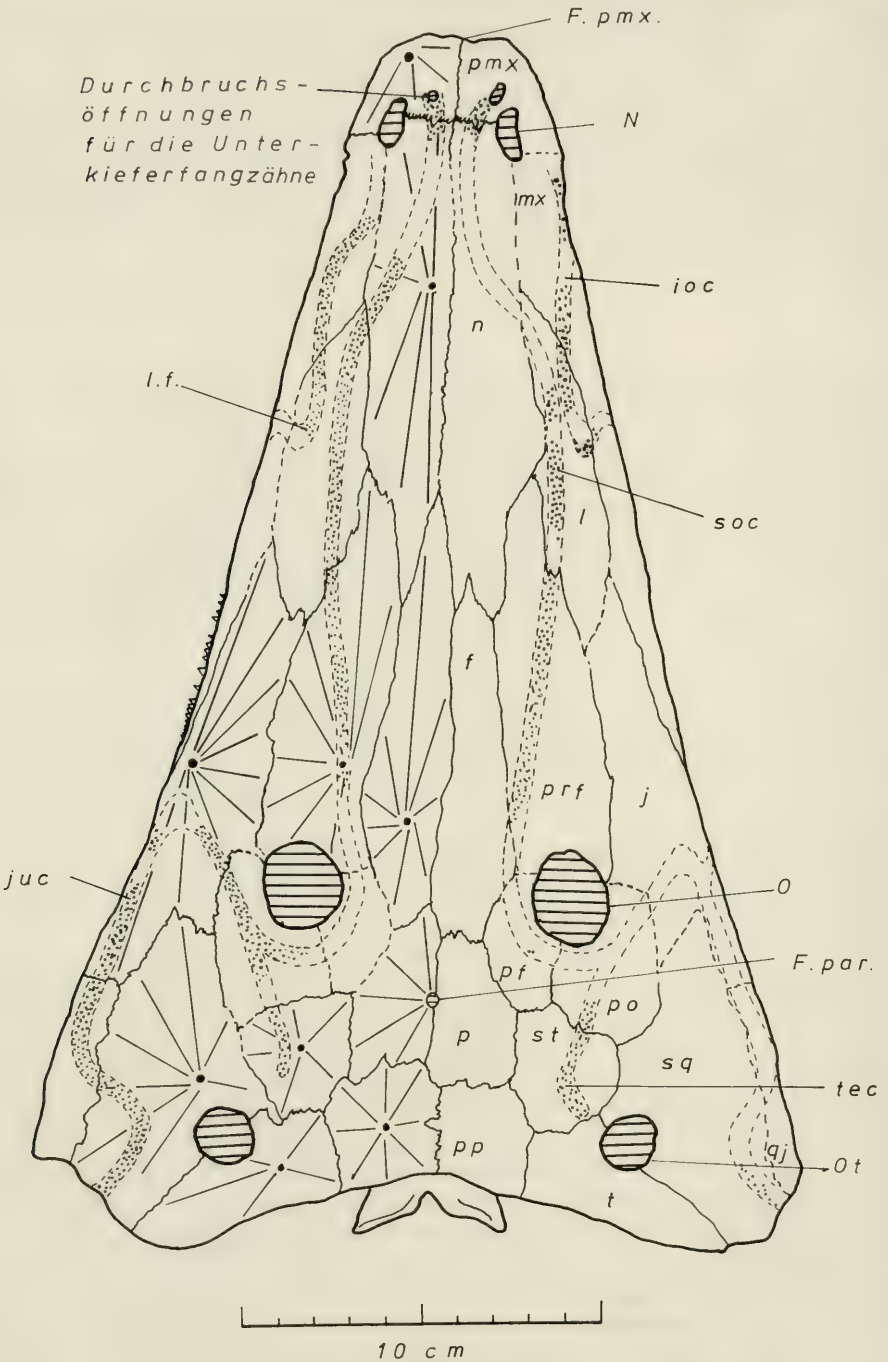


Abb. 2. Das Schädeldach von *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM (SMNS 51562). Punktsignatur: Sinneskanäle; gestrichelte Linien: ergänzt; radiale, von einem Punkt ausgehende Strahlen: Ossifikationsstrahlen; Abkürzungen: siehe 1.4.

den vorderen drei Vierteln von den Maxillaria gebildet. Das Lacrimale ist der einzige Deckknochen, den sowohl Supraorbitalkanal als auch Infraorbitalkanal durchlaufen. Die Lacrimalflexur des Infraorbitalkanals ist auf der rechten Schädelseite nachweisbar.

Die Praefrontalia bilden fast den gesamten Vorderrand der Orbitae. Sie sind relativ lang und schmal. Ihre größte Breite haben sie etwa in Höhe der Verknöcherungszentren. Sie verjüngen sich nach vorne und enden innig verzahnt im Zwickel zwischen Nasale und Lacrimale. Die Praefrontalia überlappen die Jugalia. Die Entscheidung, ob das Jugale Anteil an der Begrenzung der Orbita hat, ist deshalb sehr schwierig zu treffen, da sowohl Praefrontale als auch Postorbitale diesen Knochen unmittelbar am Auge randlich überlappen. Das Jugale könnte zwar Kontakt zur Orbita haben, doch läßt sich am vorliegenden Exemplar wegen der Beschädigung der beiden überlappenden Knochen Praefrontale und Postorbitale (Abb. 3) nicht sagen, ob sich diese ursprünglich berührt haben. Dies zeigt auch ein Vergleich von linkem und rechtem Praefrontale. Auf der rechten Seite reicht es wesentlich weiter nach hinten und hat somit einen erheblich größeren Anteil an der Begrenzung der Orbita als auf der linken Seite.

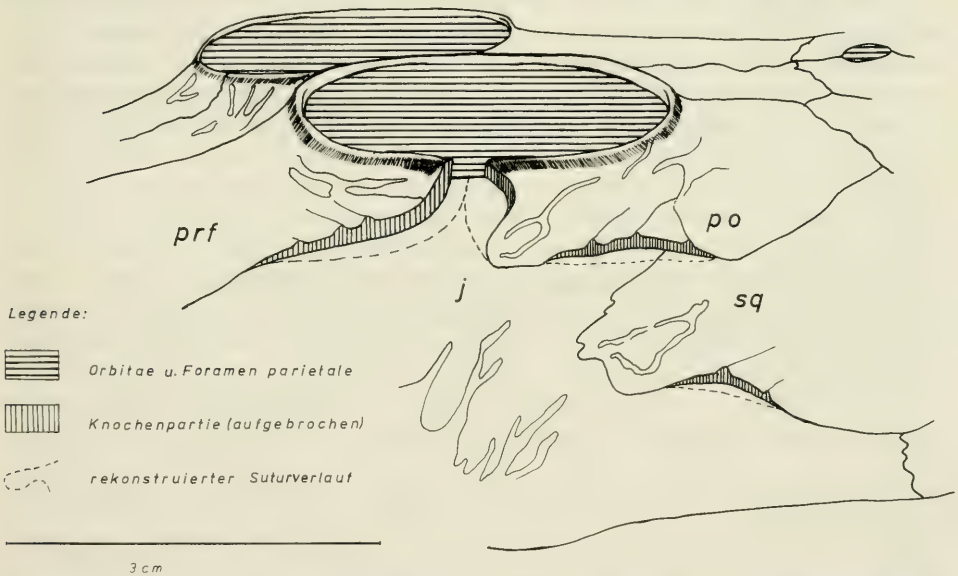


Abb. 3. Schema der Deckknochenüberlappung bei *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM (SMNS 51562). Abkürzungen: siehe 1.4.

Die Frontalia haben keinen Anteil am medialen Rand der Orbitae. Sie sind hinten mit den Parietalia verbunden. Die größte Breite hat das rechte Frontale etwa in Höhe des vorderen Orbitarandes. Das linke Frontale ist demgegenüber um etwa 2 cm nach vorne verlängert (Abb. 2).

Die Jugalia waren ursprünglich, wie schon oben erwähnt, möglicherweise an der Umgrenzung der Orbitae beteiligt. Sie werden jeweils von Squamosum, Postorbitale und Praefrontale randlich dachziegelartig überlappt. Die Ossifikationszentren liegen sehr weit lateral und sind deutlich ausgebildet.

Die Postorbitalia bilden den äußeren Hinterrand der Orbitae. Anterior sind beide durch Brüche beschädigt (Abb. 1). Vom linken Postorbitale fehlt allerdings nur ein sehr kleiner Teil, das rechte ist größtenteils ergänzt. Auf dem linken Postorbitale vereinigen sich Supraorbital- und Temporalkanal (Abb. 2).

Die Supratemporalia sind jeweils von der Umrandung der Orbitae ausgeschlossen. Sie bilden die höchsten Punkte des Schädels.

Die Postfrontalia sind relativ kleine Knochen, die den posteromedialen Rand der Orbitae bilden. Sie sind Deckknochen von geringer Wachstumsintensität, weshalb das Ossifikationszentrum nicht deutlich erkennbar ist.

Rechtes und linkes Parietale sind asymmetrisch gebaut. Das linke Parietale ist deutlich nach vorne verlängert. Die größte Breite besitzen die Parietalia an ihrem hinteren Rand. Auf der Mediansutur liegt das fast kreisrunde Foramen parietale.

Die Postparietalia schließen sich unmittelbar an die Parietalia an, mit denen sie innig verzahnt sind. Beide Postparietalia sind ebenfalls miteinander verzahnt. Der hintere Rand der Postparietalia bildet zugleich den Schädelhinterrand. Die Größe der Postparietalia entspricht etwa jener der Parietalia.

Die Squamosa haben sowohl vor als auch hinter der Ohröffnung Kontakt zu den Tabularia. Auf der linken Seite verläuft schräg hinter der Ohröffnung ein Bruch annähernd parallel zur Sutur zum Tabulare (Abb. 1). Dieses abgebrochene Stück des Squamosums sieht fast wie ein eigener Knochen aus. Ähnliche Brüche sind auch von anderen Stegocephalen bekannt, wie z. B. von *Stenotosaurus gracilis* KAMPHAUSEN, bei dem das Tabulare parallel zur Sutur zum Squamosum gebrochen ist (Abb.9). Vermutlich sind diese typischen Brüche im Tabulare-/Squamosum-Bereich so relativ häufig, weil postmortal das Squamosum gegenüber dem Tabulare verkippt wird. Der mediale Rand des Squamosums liegt dabei höher als der seitliche Rand des Tabulare. Deutlich wird dies vor allem in der Partie hinter der Otica. Zum einen kann es zum Auseinanderklaffen eines ursprünglich geschlossenen Ohrschlitzes kommen, wie im Falle von *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON). Bei dem einzigen Exemplar dieser Art (BMNH R 5276/R 5277) ist das Squamosum gegenüber dem Tabulare erhöht und verkippt. Zum anderen kann der schmale Knochensteg des Squamosums zwischen Ohröffnung und Schädelrand abbrechen wie im vorliegenden Falle, oder es bricht der Knochensteg des Tabulare wie bei *Stenotosaurus gracilis* (D. KAMPHAUSEN 1983).

Die Quadratojugalia sind als kleine Elemente ausgebildet, die unterhalb der Squamosa liegen.

Die Tabularia bilden zusammen mit den Postparietalia den hinteren Schädelrand. Sie haben sowohl hinter als auch vor der Otica Kontakt zu den Squamosa.

2.1.2. Öffnungen im Schädeldach

Das Foramen praemaxillare ist nur wenig ausgebildet und zwischen den beiden Praemaxillaria gelegen. Nach T. EDINGER (1937) handelt es sich bei diesem Durchbruch um die äußere Öffnung der Glandula intermaxillaris. Diese Drüse scheint hier weit weniger ausgeprägt gewesen zu sein als bei *Stenotosaurus semiclausus*, bei dem die Öffnung etwa 3 mm Durchmesser besitzt.

Auf den Praemaxillaria liegen links und rechts neben der Mittelsutur auf dem Supraorbitalkanal die Durchbrüche für die Fangzähne des Unterkiefers. Von diesen beiden Öffnungen ist, wie bereits oben erwähnt, die rechte wesentlich größer als die linke. Dies läßt aber nicht unbedingt auf kräftigere rechte Unterkieferfang-

zähne schließen. Vermutlich war lediglich die Neigung der beiden abwechselnd in Funktion befindlichen rechten unteren Fangzähne zueinander geringer als bei jenen der linken Seite, so daß zum Durchlaß der Zähne auf der rechten Seite eine größere Öffnung notwendig war als auf der linken. Derartige rechts/linksseitige Asymmetrien der Zahndurchbrüche sind auch von rezenten Krokodilen her bekannt.

Auf der Sutur zwischen Praemaxillare und Maxillare befinden sich jeweils die nierenförmigen Nares. Auch hier ist die rechte Öffnung etwas größer und außerdem leicht nach hinten versetzt. Die Länge der Nares beträgt rechts 1,7 und links 1,6 cm. Vermutlich am hinteren Ende der Nasenöffnungen beginnt jeweils die Nasale/Maxillare-Sutur.

Die Orbitae sind 2,6 cm lang und 2,2 cm breit. Ihr Rand erhebt sich nicht wesentlich über die Oberfläche des übrigen Schädels. Dies ist anders als bei *Stenotosaurus*, wo der Orbitarand fast einen Wulst bildet. Die Orbitaränder werden gebildet von den Praefrontalia, Postorbitalia, Postfrontalia und vielleicht auch von den Jugalia (siehe S. 10).

Das Foramen parietale liegt auf der Mediannaht zwischen den beiden Parietalia. Es hat einen Durchmesser von etwa 4 mm (Abb. 2). Bei *Stenotosaurus* ist das Foramen parietale wesentlich größer als bei *Eocyclotosaurus* und liegt viel näher an den Orbitae. Die Ohrschlitze sind vollkommen geschlossen. Die Umgrenzung erfolgt durch Kontakt zwischen Tabulare und Squamosum vor und hinter der Ohröffnung. Die linke Öffnung ist hier etwas größer (2 cm) als die rechte (1,8 cm). In der rechten Otica erkennt man das craniale Ende des Stapes.

2.1.3. Sinneskanäle

Die hier verwendete Terminologie der Sinneskanäle wurde von R. L. Moodie 1908 übernommen, d. h. es wird von Supraorbital-, Infraorbital-, Temporal- und Jugalkanal ohne weitere Untergliederung gesprochen.

Verlauf der Kanäle (Abb. 2):

Der Supraorbitalkanal nimmt seinen Anfang jeweils im Praemaxillare etwa an der Stelle der Fangzahndurchbrüche. Er zieht dann über das Nasale, wo er noch vor dessen Mitte seitlich in das Lacrimale übertritt. Dann zieht er im Praefrontale diagonal von anterior-lateral nach posterior-medial. Das rechte Frontale wird nur randlich berührt, etwa 1 cm vor der Höhe der Orbitae. Das linke Frontale wird vom Supraorbitalkanal nicht tangiert. Im Bereich der Postfrontalia ist der Kanal links gar nicht und rechts lediglich über ein sehr kurzes Stück erkennbar (Abb. 1). Der Kanal endet im Postorbitale, wo er in den Infraorbital- und den Temporalkanal einmündet.

Der Infraorbitalkanal hat seinen Ursprung jeweils lateral hinter den Nares. Im Maxillare biegt er dann leicht seitlich ab und beschreibt im Lacrimale, wie bei allen Capitosauroidea, eine deutliche Lacrimalflexur. Dann läuft der Kanal auf der rechten Seite wieder in das Maxillare zurück; auf der linken Schädelhälfte ist dieser Bereich ergänzt. Den weiteren Verlauf kann man am äußersten seitlichen Rand des Schädels lateral des Verknöcherungszentrums des Jugale verfolgen. Im Jugale ist ebenfalls eine Flexur ausgebildet, die aber nur links erhalten ist, die Jugalflexur. Der Kanal endet auf beiden Seiten im Postorbitale, wo er mit Supraorbital- und Temporalkanal zusammentrifft.

Der Temporalkanal beginnt jeweils im Postorbitale und durchläuft fast das ganze Supratemporale in einer leichten Flexur in Richtung zur jeweiligen Ohröffnung.

Der Jugalkanal beginnt in der Jugalflexur, durchläuft das Quadratojugale zur Hälfte, schwingt dann S-förmig ins Squamosum, von wo er aus dem Schädelbereich nach hinten austritt.

2.2. Der Gaumen

2.2.1. Knochen des Gaumens

Obwohl Praemaxillare und Maxillare zum Schädeldach zählen, werden sie in die Beschreibung des Gaumens einbezogen, da sie wesentlich an seinem Bau beteiligt sind.

Das Praemaxillare bildet die Schnauzenspitze. Es ist paarig angelegt. Lateral und medial der vorderen Gaumenöffnungen (Aperturae praexillares, Abb. 4), die zur Aufnahme der Unterkieferfangzähne dienen, besteht Kontakt zum Vomer. Medialwärts der Aperturae praemaxillares bildet diese Sutur ein leicht nach vorne geöffnetes V. Die Praemaxillaria bilden somit fast die gesamte Umrandung der vorderen Gaumenöffnungen (Abb. 4). Auf den beiden Praemaxillaria befinden sich je 13 kleine, nadelförmige, leicht mediad eingebogene Zähne. Rostral von den etwa 1,2 cm langen vorderen Gaumenöffnungen und knapp hinter der vorderen Zahnreihe erscheinen zwei kleine Foramina zur Aufnahme von Blutgefäßen, die vermutlich die vordere Zahnreihe versorgten.

Etwa 1 cm hinter den beiden Durchbrüchen für die Unterkieferfangzähne sitzt jeweils der vordere Fangzahn des Oberkiefers, bzw. die Alveole seines Ersatzzahnes. Hinter diesen liegen die Choanen.

Der wiederum paarig angelegte Vomer begrenzt medial die Choanen. Die Begrenzung des Vomers zum Praemaxillare wurde oben beschreiben; jene zum Maxillare ist an keiner Stelle deutlich erkennbar. Sie kann jedoch wie in Abb. 4 rekonstruiert werden. Auf den Vomeres befinden sich die vorderen Fangzähne samt den Alveolen ihrer Ersatzzähne, sowie unmittelbar am Choanenrand 13 spitze Zähnchen. Die ungleichmäßigen Lücken zwischen diesen Zähnchen lassen vermuten, daß es sich ursprünglich um etwa 20 gehandelt haben mag. Medial neben der anterioren Alveole, bzw. dem vordersten Fangzahn, sind – von unten betrachtet – rechts zwei und links ein kleines Zähnchen der transversalen Vomerzahnreihe erhalten geblieben. Die vorhandenen Zwischenräume zeigen aber, daß es vermutlich ursprünglich drei Zähne auf jeder Gaumenhälfte gewesen sein müssen. Auf der Mittelsutur der Vomeres, unmittelbar vor dieser vomeralen Zahnreihe, befindet sich ein caudalwärts geöffnetes unpaares Foramen. Es entspricht in seiner Lage dem paarig angelegten Foramen links und rechts der Mediannaht bei anderen Stegocephalen, wie z. B. *Mastodonsaurus*. Diese Foramina dienen meiner Ansicht nach zur Aufnahme des Ramus palatinus des N. facialis (N.VII). Hierfür spricht vor allem, daß sich der R. palatinus in den Fangzahndurchbrüchen mit dem N. lateralis vereinigen konnte. Sowohl bei *Eocyclotosaurus* als auch bei *Mastodonsaurus* liegen die Fangzahndurchbrüche am Ende des Supraorbitalkanals, was sehr für eine Anastomose des R. palatinus mit dem N. lateralis spricht (vgl. V. Haller v. Hallerstein in Bolk et al. 1934: 658; A. S. Romer 1966: 428). Es kann vermutet werden, daß sich bei dem extrem schmalen Schädel von *Eocyclotosaurus* die bei den Capitosauroidea ursprüng-

lich parig angelegten Foramina zusammendrängten und dann „platzsparend" zu einem Foramen verschmolzen.

Das Parasphenoid besteht aus einer posterioren Basalplatte und dem kielartigen Processus cultriformis, der die beiden großen Gaumenfenster trennt und weit in die Vomerplatte hineinreicht (Abb. 4). Die rostrale Spitze des Processus cultriformis ist nicht mehr sichtbar, da sie an ihrem vordersten Ende vom Vomer verdeckt wird. Die größte Breite besitzt das Parasphenoid etwa in Höhe des zentralen Bereiches der Crista muscularis. Die Basalplatte ist in der Mitte leicht eingetieft, hinten wird sie von der Crista muscularis abgeschlossen. Die Crista muscularis weist beim Übertritt vom Parasphenoid ins Pterygoid einen deutlichen Versatz nach hinten auf. Hinter der Basalplatte befindet sich zwischen der Crista muscularis und der Sutur zum Exoccipitale eine flache Grube, die dem Ansatz des Musculus rectus capitis dient.

Das Maxillare erstreckt sich als schmaler Streifen entlang des Gaumens. Auf ihm befindet sich der größte Teil der äußeren der beiden lateralen Zahnreihen: sie besteht aus etwa 70 auf dem Maxillare und 13 auf dem Praemaxillare liegenden Zähnen. Die Sutur zum Praemaxillare liegt in Höhe der caudalen Begrenzung der Apertura praemaxillaris unmittelbar rostral der vorderen Fangzahnalveole. Auf dem Maxillare sitzen keine Fangzähne. Vom Praemaxillare bis zur Choane wird das Maxillare vom Vomer begrenzt. Die Sutur ist allerdings nicht erkennbar, da der Schädel in diesem Bereich ergänzt ist. In der Fortsetzung stellt der Außenrand der Choane die Begrenzung des Maxillare dar. Die weiteren medialen Begrenzungen bilden das Palatinum und dahinter das Ectopterygoid. Caudal grenzt das Maxillare an das Jugale. Diese Sutur ist jedoch nicht deutlich erkennbar.

Das nur auf der rechten Seite vollkommen freipräparierte Palatinum bildet den vorderen Außenrand des Gaumenfensters bis fast zu dessen Mitte. Hinter der Choane befinden sich auf dem Palatinum der hintere Fangzahn und die Alveole seines Ersatzzahnes sowie die ersten 25 Zähne der inneren lateralen Zahnreihe und 5 Zähne der vomeralen lateralen Zahnreihe. Die Sutur zum Vomer verläuft vom anteriomedialen Rand des Gaumenfensters (Fenestra interpterygoidalis) zum caudalen Rand der Choane. Diese wird caudal vom Palatinum begrenzt (Abb. 4).

Das Ectopterygoid bildet die caudale Fortsetzung des Palatinums. Ob das Ectopterygoid an der Umrandung des Gaumenfensters beteiligt ist, kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden, da die Sutur zwischen Ectopterygoid und Palatinum nicht genau verfolgt werden kann.

Der hintere Außenrand des Ectopterygoids wird durch das Jugale gebildet. Auf dem Ectopterygoid befinden sich etwa 40 Zähne der inneren lateralen Zahnreihe. Das Pterygoid liegt mit seinem rostraden Fortsatz, dem Ramus palatinalis, zwischen dem Gaumenfenster (Fenestra interpterygoidalis) und der Subtemporalgrube (Fenestra adductoria). Der Ramus quadratus des Pterygoids bildet den caudalen Außenrand der Gaumenseite. Medial wird das Pterygoid vom Parasphenoid begrenzt. Mediocaudal ist die Sutur zum Exoccipitale erkennbar. Sie verläuft etwa parallel zur Crista muscularis. Diese endet lateral auf dem Rand des Pterygoids in einer stumpfen Spitze. Das Pterygoid wird im hinteren Bereich vom Quadratum und vorne vor der Subtemporalgrube von Jugale und Ectopterygoid begrenzt. An der rostralen Spitze steht es vielleicht noch im Kontakt zum Palatinum (siehe oben). Der Ramus palatinalis ist in der Mitte leicht eingetieft. Zahlreiche kleine Blutgefäßöffnungen treten hier rostralwärts gerichtet aus dem Knochen aus.

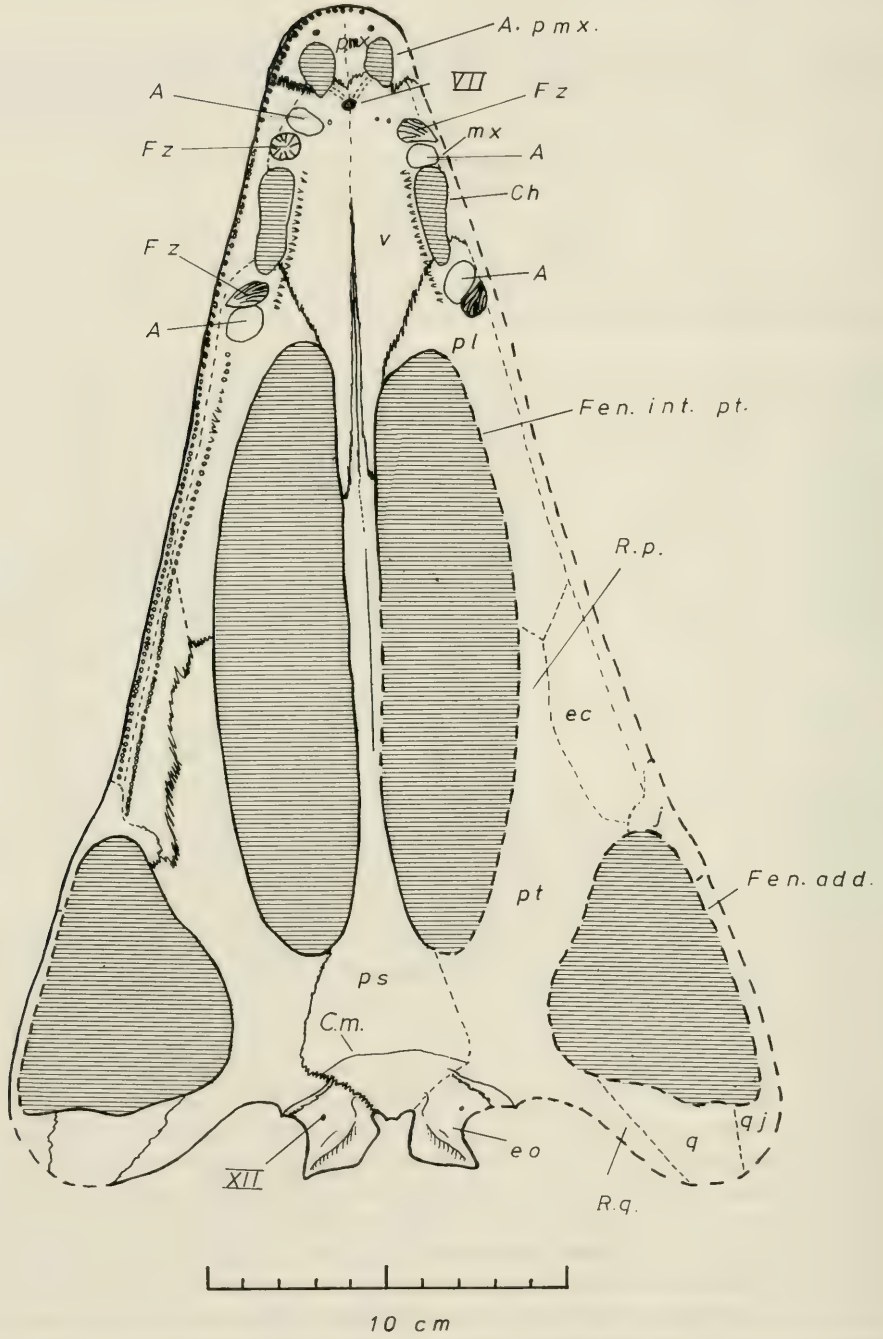


Abb. 4. Gaumenseite von *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (SMNS 51562). Abkürzungen: siehe 1.4.

Das Quadratojugale ist als schmale äußere Umrandung der Subtemporalgrube erhalten.

Die Quadratum bildet in Form eines schmalen Keiles zwischen Quadratojugale und Pterygoid den hinteren Rand der Subtemporalgrube. Sein breiteres Ende ist nach anterior, also zum Rand der Subtemporalgrube hin, gerichtet. Die schmalere Seite bildet den Hinterrand des Schädels.

2.2.2. Öffnungen des Gaumens

Die am weitesten vorn gelegenen Öffnungen sind die vorderen Gaumenöffnungen (Aperturae praemaxillares). Sie dienen der Aufnahme der Fangzähne des Unterkiefers. Bei allen Capitosauroidea befinden sich diese Vertiefungen an gleicher Stelle am Hinterrand des Praemaxillare. Bei verschiedenen Arten und besonders bei juvenilen Exemplaren durchbrechen die Fangzähne jedoch das Praemaxillare nicht vollständig. Bei vorliegender Art sind die vorderen Gaumenfenster deutlich getrennt, was ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal zur Familie Capitosauridae darstellt. Wegen dieses Merkmals kann auch auf eine nur schwach entwickelte Glandula intermaxillaris geschlossen werden. Die hinteren Ränder der Apertura praemaxillaris werden bereits durch den Vomer gebildet. Die Choanen liegen mit ihrer medialen Seite größtenteils im Bereich des Vomers, den lateralen Anteil stellt das Maxillare dar. Der posteriore Rand wird vom Palatinum gebildet. Die Choanen sind langgestreckt.

Die beiden Gaumenfenster (Fenestrae interpterygoidales) sind schmal und lang.

Die Subtemporalgruben (Fenestrae adductoriae) sind normal entwickelt (Abb. 4).

2.2.3. Bezahnung

Die Zähne sind klein, spitz und leicht mediad geneigt. Ihre Größe nimmt, vor allem in der äußeren Reihe, von vorne nach hinten deutlich ab. Während die Zähne der äußersten Zahnreihe auf dem Praemaxillare noch 5 mm Länge erreichen, beträgt ihre Länge am hinteren Ende des Maxillare nur noch etwa 1 mm.

Im Folgenden werden nur die Zähne einer Gaumenseite ausgezählt; da die Zähne nicht immer gleichmäßig dicht stehen, ist anzunehmen, daß einige bereits verlorengegangen sind und ihre Zahl ursprünglich größer war:

Äußere Zahnreihe:
- Praemaxillare: 13
- Maxillare: ca. 70

Innere laterale Zahnreihe:
- Palatinum: ca. 25
- Ectopterygoid: ca. 40

Transversale vomerale Zahnreihe:
- Vomer: 3

Laterale vomerale Zahnreihe:
- Vomer: 13
- Palatinum: 5

Fangzähne: Die Alveolen für die Fangzähne befinden sich paarig angeordnet jeweils unmittelbar rostral der Choanen auf dem Vomer, bzw. unmittelbar caudal

von den Choanen auf dem Palatinum. In jedem der vier Fangzahnpaare ist nur ein Zahn, rechts und links in alternierender Stellung, in Funktion. Die Zahnlänge beträgt 14 mm.

2.3. Das Hinterhaupt

2.3.1. Knochen des Hinterhauptes

Der gesamte Occipitalbereich ist, verglichen mit anderen Capitosauroidea, außerordentlich flach.

Das Exoccipitale besteht aus einem zentralen Körper und vier Processi, drei dorsalwärts gerichteten und einem caudal weisenden Processus, dem Condylus exoccipitalis; dieser weist eine deutlich rauhe Oberfläche auf, was für das Vorhandensein einer ursprünglichen Knorpelkapsel spricht. Auf der Ventralseite wird diese Rauhigkeit durch eine transversale Crista begrenzt. Diese verläuft mediorostrad und endet an der Sutur zum Parasphenoid. An der Dorsalseite des Condylus ist ebenfalls eine deutliche Leiste erkennbar. Diese beginnt am lateralen Ende des Condylus und läuft leicht geschwungen zum Processus basalis (Abb. 5). Die Sutur zum Pterygoid liegt auf der Ventralseite fast parallel zum lateralen Teil der Crista muscularis (S. 22). Die Grenze zum Parasphenoid bildet eine Sutur, die schräg auf die Crista muscularis zuläuft. Die Knochensutur zum Tabulare ist nicht erkennbar. Bei anderen Stegocephalen soll sie diagonal über den Processus tabularis verlaufen (T. Nilsson 1946: 13; D. M. S. Watson 1962: 243; S. P. Welles & J. Cosgriff 1965: 94; R. Paton 1974: 260). Nach J. Versluys 1927 (in F. Stadtmüller 1936: 603) ist der Processus tabularis aus dem Opisthoticum hervorgegangen; die Sutur zum Tabulare liegt so weit zur Mitte verschoben, daß auch von einem Processus exoccipitalis des Tabulare gesprochen werden kann. Bei dem vorliegenden Exemplar scheint der Processus tabularis allerdings ein langer, abgeflachter, dorsolateral gerichteter Knochenfortsatz zu sein, der erst am horizontalen Körper des Tabulare endet. Ebenso ist die Sutur des Exoccipitale zum Postparietale nicht eindeutig ansprechbar. Bisher nahm man an (T. Nilsson 1946: 13; D. M. S. Watson 1962: 243; S. P. Well & J. Cosgriff 1965: 94; R. Paton 1974: 260), daß diese dorsalwärts vom Processus lamellosus (Pr. l. in Abb. 5) verläuft. Dieser aber scheint mir der ventrale Teil eines zusätzlichen, vertikalen Stützelementes zu sein. Dessen dorsaler Teil ist entweder ein verknorpelter, medial zum Postparietale ziehender Fortsatz des Exoccipitale oder muß dem nirgends ossifiziert erhaltenen Supraoccipitale zugerechnet werden (Abb. 5). Ich neige zur letzteren Deutung. Zur Ergänzung sollte auch die Ansicht A. S. Woodwards genannt werden, der bereits den Processus postparietalis des Exoccipitale dem Supraoccipitale zugerechnet hat (A. S. Woodward in F. Stadtmüller 1936).

Das Exoccipitale weist zwei deutliche Foramina auf. Diese sind von anderen Stegocephalen her bereits bekannt, wurden jedoch sehr unterschiedlich beurteilt. Das erste Foramen befindet sich auf der Ventralseite des Condylus, mediorostral der Crista muscularis (Abb. 4). Es wird von D. M. S. Watson und S. P. Welles & J. Cosgriff als Foramen für den Nervus hypoglossus (N.XII) beschrieben. P. Sushkin 1927 (in F. Stadtmüller, 1936: 532) war allerdings der Ansicht, daß der Austritt des N. hypoglossus (N.XII) dorsolateral der Condylen liegt. Hier nun befindet sich tatsächlich ein Foramen, das jedoch von S. P. Welles & J. Cosgriff (1965) als Austritt des N. Vagus (N.X) angesehen wird. Wenn man G. Säve-Söderbergh (in J. P. Lehman 1955: 132) folgt, so scheint im Condylus nur der Austritt

des N. hypoglossus erfolgt zu sein, wie er bei *Lyrocephalus euri* WIMAN nachweisen konnte. Alle anderen Nerven sollten nach seiner Ansicht wesentlich weiter lateralwärts austreten. Beim untersuchten Exemplar sind im Exoccipitale eindeutig beide Foramina erkennbar. Sie könnten also dem Austritt des N. hypoglossus ventral am Exoccipitale und dem N. vagus seitlich dieses Knochens gedient haben. Doch kann außerdem in Betracht gezogen werden, ob nicht der N. hypoglossus (N.XII) in einem dorsalen und einem ventralen Ramus das Exoccipitale verläßt. Eine solche Verzweigung des N. hypoglossus wies A. S. ROMER 1941 für den Crossopterygier *Ectosteorhachis* nach (nach J. P. LEHMAN 1966: 340). Nach P. SUSHKIN 1927 (zit. in F. STADTMÜLLER 1936: 532) befindet sich der Austritt des N. vagus (N.X) bei „*Capitosaurus*" im lateralen Bereich des Processus tabularis des Exoccipitale. Ein solches Foramen wurde beim vorliegenden Exemplar nicht gefunden. Deshalb müßte das dorsolateral des Condylus gelegene Foramen die Austrittsöffnung des N. vagus sein (Abb. 5). Auf der Ventralseite des Processus tabularis des Exoccipitale liegt ein großes Foramen, das vielleicht auch als Austrittsöffnung des N. vagus (N.X) gedeutet werden könnte. Wegen der Größe dieses Foramens könnte dieses zusätzlich noch dem Eintritt des N. accessorius (N.XI) gedient haben. Da fast alle heutigen Autoren jedoch eher der Ansicht sind, daß bei Stegocephalen keine Verzweigung des N. hypoglossus vorliegt, deute ich letzteres Foramen als für den N. accessorius (N.XI) bestimmt. Die Öffnung für den N. vagus wäre demnach die dorsolateral über den Condylen gelegene. Diese Deutung stimmt weitgehend mit jener von T. NILSSON (1946: 13) überein, der keine Verzweigung des N. hypoglossus annahm und den N. vagus nicht dem N. accessorius zuordnete.

Das Postparietale wurde bereits beim Schädeldach besprochen. Sein occipitaler Anteil ist gering. Am Postparietale ist eine transversal verlaufende Muskelansatzleiste sichtbar. Die stegartige Verbindung zwischen Postparietale und Exoccipitale ist im dorsomedialen Bereich nicht erhalten, da sie ursprünglich nur aus Knorpel bestand. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um das Supraoccipitale. Seitlich vom Postparietale schließt das Tabulare an. Auf der Ventralseite des Tabulare sind zwei parallele mediorostral gerichtete Kämme sichtbar, die vermutlich Muskelansatzstellen sind. Der Processus tabularis (Abb. 5) des Exoccipitale läuft mit seiner breiten Knochenfläche ebenfalls parallel zu diesen beiden Kämmen.

Das Squamosum besitzt einen vertikalen Processus, der gegenüber dem Pterygoid nach rostral versetzt ist. Dieser ventrale Teil des Squamosums verläuft als Knochenplatte von rostrodorsal nach caudoventral.

Begrenzt wird er lateral vom Quadratojugale und ventral vom Quadratum, doch sind die Suturen nicht deutlich erkennbar. Auf der Sutur zum Quadratojugale befindet sich das Foramen paraquadratum. Auf dem Schnittpunkt der Suturen zwischen Squamosum, Quadratum und Pterygoid scheint ebenfalls eine sehr große Öffnung zu liegen. Doch handelt es sich hierbei nur scheinbar um ein Foramen, das nur durch den bereits oben erwähnten Versatz des Pterygoids vorgetäuscht wird.

Der dorsolaterale Teil des Pterygoids scheint ursprünglich verknorpelt gewesen zu sein. Er hat die Otica nach caudal abgeschirmt. Von diesem scheinbaren Foramen zweigt nach ventrolateral eine flache, kurze Rinne ab. Vermutlich dienten sowohl die Öffnung als auch die Rinne der Aorta carotis interna. In dieser Rinne findet sich ein weiteres kleines Foramen, das dem Ramus hyomandibularis des N. facialis (N.VII) gedient haben mag. Alle Suturen des Quadratums zu benachbarten Schädelknochen sind nur sehr schwer zu erkennen.

Den äußersten Rand des Hinterhauptes bildet das Quadratojugale. Es grenzt an Squamosum und Quadratum. Die auf dem Quadratum und Quadratojugale liegende sattelförmige Gelenkfläche für den Unterkiefer ist gut erkennbar.

2.3.2. Öffnungen des Hinterhauptes

Die Elemente des Hinterhauptes bestehen in erster Linie aus Ersatzknochen, die eigentlich nur zu spangenartigen Verstrebungen führen, teilweise verknöchert sind und zum Teil verknorpelt bleiben. Im Zentrum des Occipitalbereiches befindet sich das Foramen magnum. Es hat einen umgekehrt herzförmigen Umriß. Eine Dreiteilung des Foramen magnum durch zwei Processi basales und die beiden Processi lamellosi, wie von S. P. Welles & J. Cosgriff (1965: 110) bei *Parotosuchus peabodyi* dargestellt, ist meiner Ansicht nach nicht vorhanden. Vom Foramen magnum sind die beiden lateralen Wände erhalten, und dorsal und ventral wird es vom Supraoccipitale bzw. dem Basioccipitale begrenzt. Beide Elemente sind aber nicht erhalten, da sie nur verknorpelt waren. Dorsolateral des Foramen magnum befindet sich eine relativ große Öffnung von dreieckigem Querschnitt. Sie wurde bei den Capitosauroidea bisher nicht beschrieben. Ich nenne sie Fenestra supraoccipitalis. Weiter lateralwärts erscheint die Fenestra posttemporalis. Danach folgt die Fenestra pteroccipitalis (Abb. 5) (J. E. V. Boas 1914, zit. in F. Stadtmüller 1936: 605).

2.3.3. Gehörregion

Neben Exoccipitale und Opisthoticum (Pr. tabularis) sind von der Gehörregion auch Elemente des schalleitenden Apparates erhalten. Der Stapes ist in situ überliefert. An seinem dorsalen Ende befindet sich eine kronenartige Ligamentansatzstelle. Sie dient der Anheftung der Membrana tympani. Der Stapes und damit das Cavum tympani sind nach medioventral gerichtet. Besondere Einzelheiten sind nicht erkennbar (Taf. 4, Fig. 3, 4).

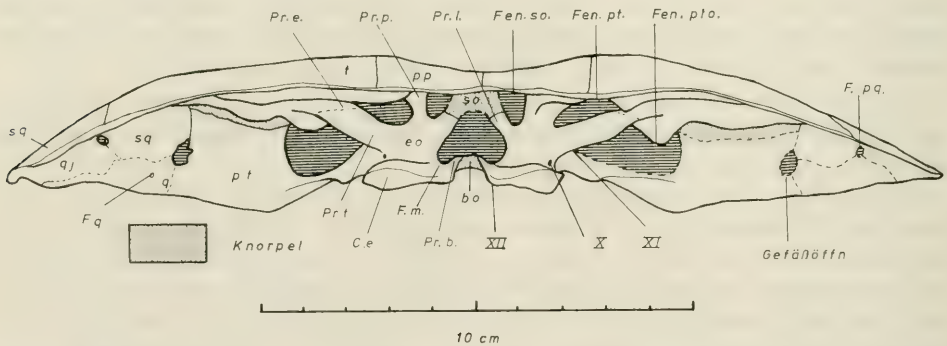


Abb. 5. Rekonstruktion des Hinterhauptes von *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (SMNS 51562). Abkürzungen: siehe 1.4.

2.3.4. Das Nervensystem

Bei der Besprechung des Seitenliniensystems wurde bereits auf den genauen Verlauf dieses auch als Nervus lateralis bezeichneten Organs ausführlich eingegangen. Es ist noch festzustellen, daß das Seitenliniensystem mit dem N. ophthal-

micus profundus (N.V), der bei den Stegocephalen als selbständiger Nerv angesehen werden sollte, sowie mit dem Ramus palatinus des N. facialis (N.VII) im Bereich der Zahndurchbrüche im Praemaxillare in Verbindung steht. Abweichend von den Verhältnissen bei anderen Stegocephalen ist die Beschränkung des R. palatinus (N.VII) auf ein einzelnes Foramen im Vomer eine Folge des extrem schmalen Gaumenbaus.

2.4. Erhaltungszustand

Die sehr gleichmäßige Blaufärbung des Schädels ist auf die Vivianitisierung des Knochens zurückzuführen, die Bildung von $Fe_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O$. Vivianit ist farblos bis weiß, in Verbindung mit Luftsauerstoff erhält es seine charakteristische blaue Farbe.

Da der Schädel keine Beschädigungen aufweist, die vor der Einbettung entstanden sind, und selbst der Stapes noch in situ erhalten ist, erscheint ein weiter postmortaler Transport unwahrscheinlich. Das Fehlen des postcranialen Skelettes kann aktuopaläontologisch erklärt werden (W. SCHÄFER 1962). Zunächst ist hierfür die Zerfallsabfolge verantwortlich. Frühzeitig isolierte und abgesunkene Skelettelemente können somit auch früher verdriftet werden als spät isolierte. Der zweite wichtige Faktor ist die Transportabfolge. Sie ist abhängig von der Form und dem Gewicht des Knochens oder, falls dieser noch nicht isoliert ist, des Knochenverbandes. Wichtigste Voraussetzung der meist weit zerstreuten Knochen von Stegocephalen des Buntsandsteins ist demnach eine deutliche Wasserbewegung. Die sehr feine und relativ gleichkörnige Sandsteinmatrix spricht ebenfalls für ein schwachbewegtes Gewässer.

3. Systematik

Classis Amphibia
Subclassis Apsispondyli = Batrachomorpha
Superordo Labyrinthodontia = Stegocephalia
Ordo Temnospondyli
Subordo Stereospondyli
Superfamilia Capitosauroidea
Familia Benthosuchidae
Familia Capitosauridae
Familia Mastodonsauridae

3.1. Familia Benthosuchidae

Die Familia Benthosuchidae gliedert sich wie folgt:

Subfamilia Benthosuchinae OćEV 1958
Genera *Benthosuchus* EFREMOV 1937 (1929)
Benthosphenus SHISHKIN 1979

Subfamilia Thoosuchinae GETMANOV 1982
Genera *Thoosuchus* EFREMOV 1940
Trematogmen GETMANOV 1982

Subfamilia Heylerosaurinae SHISHKIN 1980
Genera *Eocyclotosaurus* ORTLAM 1970
Odenwaldia MORALES & KAMPHAUSEN 1984
Meyerosuchus OćEV 1966

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf eine Neubeschreibung von *Eocyclotosaurus* Ortlam unter Berücksichtigung jener Stegocephalen, die mit dieser Gattung nahe verwandt sind oder irrtümlich mit ihr in Beziehung gebracht wurden. Bei den hier nicht behandelten Arten verweise ich auf die Originalliteratur.

Familiendiagnose. – Sehr schmalschnauzige Stegocephalen. Das Foramen praemaxillaris ist meist nur sehr schwach entwickelt. Das Frontale hat keinen Anteil an der Begrenzung der Orbita. Das Jugale kann von der Begrenzung der Orbita ausgeschlossen sein. Der Ohrschlitz ist bei frühen Benthosuchiden offen, bei den spätesten Formen (*Eocyclotosaurus*) geschlossen. Die Apertura praemaxillaris ist geteilt (doppelte Apertura praemaxillaris) oder hantelförmig.

Subfamilia Heylerosaurinae

Der Schädelbau ist sehr flach. Das Jugale hat keinen oder nur sehr geringen Anteil an der Begrenzung der Orbita. Die Augen sind klein und fast rund, sie besitzen keinen Augenwulst. Der Ohrschlitz ist entweder vollkommen geschlossen oder verengt sich zumindest an seinem distalen Ende (M. Morales & D. Kamphausen 1984). Die Apertura praemaxillaris ist geteilt. Der Unterschied zu den anderen Subfamilien der Benthosuchidae besteht in der deutlichen Tendenz zur Schließung des Ohrschlitzes oder der vollzogenen Schließung.

Von der Subfamilie Heylerosaurinae sind drei Gattungen vorhanden.

Genus *Eocyclotosaurus* Ortlam 1970

Synonym: *Heylerosaurus* Shishkin 1980.

Typusart: *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam 1970.

Diagnose. – Das Jugale hat keinen Anteil an der Begrenzung der Orbita (*E. lehmani*), bei *E. woschmidti* ist ein geringer Anteil des Jugale an der Begrenzung der Orbita nicht vollkommen auszuschließen. Die Otica ist fast rund. Die Gaumenfenster (Fenestrae interpterygoidales) sind lang und schmal. Der Processus cultriformis des Parasphenoids ist schmal und teilt fast den gesamten Vomer.

Eocyclotosaurus woschmidti Ortlam 1970

Abb. 1, 2, 3, 4, 5; Taf. 1. Fig. 1, 2; Taf. 4, Fig. 1, 3; Taf. 5, Fig. 1, 2, 3, 4

*1970 *Eocyclotosaurus woschmidti* n.g. n.sp. – D. Ortlam, S. 568–580, Fig. 1–5.
1971 *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (1970). – J.-C. Gall, S. 65.
1974 *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (1970d). – D. Ortlam, S. 876.
1974 *Eocyclotosaurus woschmidti.* – R. Paton, S. 281–283, Fig. 1, 8.
1976 *Eocyclotosaurus.* – R. Mundlos: S. 105.
1976 *Stenotosaurus woschmidti.* – D. Heyler, S. 145.
1981 *Eocyclotosaurus woschmidti.* – D. Kamphausen & M. Morales, S. 651–656.
1984 *Eocyclotosaurus woschmidti.* – M. Morales & D. Kamphausen, S. 673.

Holotypus: Vollkommen erhaltener Schädel ohne Unterkiefer, SMNS 51562 (D. Ortlam 1970, S. 568–580, Fig. 1–5).

Stratum typicum: Basis-Sandstein (= Fränkischer Chirotheriensandstein) der Unteren „Röttone" (so 4a, D. Ortlam 1970). Oberer Buntsandstein, Trias, Anis (D. Ortlam 1970).

Locus typicus: Stbr. Kössig, Rotfelden, TK 25 Stammheim (7318), R: 3477780, H: 5385030 (D. Ortlam 1970).

Diagnose. – Im Gegensatz zu *E. lehmani* kann bei *E. woschmidti* das Jugale an der Begrenzung der Orbita beteiligt sein (siehe S. 14). Als diagnostisch muß der deutlich größere Schädel angesehen werden (320 mm).

Vorkommen: Bisher nur locus typicus.
Material: Bisher nur der Holotypus.

Eocyclotosaurus lehmani (HEYLER 1969)

Abb. 6; Taf. 2, Fig. 1, 2,; Taf. 3, Fig. 1, 2; Taf. 4, Fig. 2, 4

1969 *Stenotosaurus lehmani* n.sp. – D. HEYLER, S. 74–80, Taf. 1, 2.
1971 *Stenotosaurus lehmani* HEYLER (1969). –J.-C. GALL, S. 63, Taf. 20, Fig. 1.
1974 *Stenotosaurus lehmani.* – R. PATON, S. 283.
1976 *Stenotosaurus lehmani.* – D. HEYLER, S. 127–153, Fig. 1–6, Taf. 1, 2.
1980 *Heylerosaurus lehmani* (HEYLER). – M. A. SHISHKIN, S. 117.
1981 *Eocyclotosaurus lehmani.* – D. KAMPHAUSEN & M. MORALES, S. 651–656.
1983 *Eocyclotosaurus lehmani.* – D. KAMPHAUSEN, S. 119–128.

Holotypus: Schädeldach und Gaumenabdruck; MNHNP (D. HEYLER 1969, S. 74–80, Taf. 1, 2).
Stratum typicum: Voltziensandstein (Grès à Meules); Oberer Buntsandstein.
Locus typicus: Graufthal, Vogesen, Frankreich.

Diagnose. – Das Jugale ist deutlich von der Begrenzung der Orbita ausgeschlossen, d. h. Postorbitale und Praefrontale berühren sich nicht nur punktuell, sondern bilden eine erkennbare Sutur. Diagnostisch ist ebenso die deutlich kleinere Schädelgröße (245 mm, 265 mm).

Vorkommen: Voltziensandstein (Grès à Meules) der Vogesen.
Material: Exemplar MNHNP (D. HEYLER 1969: 74, Taf. 1, 2); Fundort Graufthal, Vogesen, Grès à Meules. – Exemplar SGGR STEG1 (J. C. GALL 1971: 63, Taf. 20); Fundort Graufthal, Vogesen, Grès à Meules.
Diese beiden Exemplare stimmen in den diagnostischen Merkmalen soweit überein, daß ihre systematische Zusammenfassung berechtigt erscheint.

Neubeschreibung des Exemplars MNHNP

Abb. 6; Taf. 2, Fig. 1, 2

Bei dem vorliegenden Material handelt es sich um den auf einem Sandsteinblock erhaltenen Abdruck eines Schädeldaches und den Abdruck der Gaumenseite desselben Exemplars. Die Länge des Schädels beträgt etwa 265 mm. Da die Suturen mit wenigen Ausnahmen sehr deutlich zu erkennen sind und weil sie oft noch nicht ganz geschlossen sind, liegt die Vermutung nahe, daß es sich um ein Jungtier handelt.

Knochen des Schädeldaches

Im Praemaxillare scheinen Fangzahndurchbrüche zu fehlen. Doch ist dieser Befund nicht gesichert, da vom Schädel nur ein Silikonkautschuk-Abguß vorliegt. Die Nares sind gut zu erkennen. Nicht alle Suturen der Maxillaria können deutlich angesprochen werden. Bei den Nasalia ist die Sutur zu den Lacrimalia deutlich erkennbar. Beide Frontalia reichen rostral bis in Höhe der Lacrimalflexur, sind also etwas länger als bei *E. woschmidti.* Die Frontalia haben keinen Anteil an der Begrenzung der Orbitae. Die Praefrontalia bilden den Vorderrand der Orbitae. Das rechte Praefrontale reicht etwas weiter rostrad als das linke. Die Suturen zwischen Praefrontale und Jugale sind stark verzahnt. Die Jugalia haben

keinen Anteil an der Begrenzung der Orbitae. Die Postfrontalia bilden den mediocaudalen Rand der Orbitae. Der laterale Teil der Orbita wird vom Postorbitale gebildet. Bei den Parietalia ist das rechte gegenüber dem linken nach vorne verlängert. Auf der Mediannaht befindet sich im Zentrum der Parietalia das Foramen parietale. Die Supratemporalia haben keinen Anteil an der Begrenzung der Oticae. Diese sind vollkommen umschlossen von Squamosum und Tabulare. Den medialen Abschluß des Schädels bilden die Postparietalia.

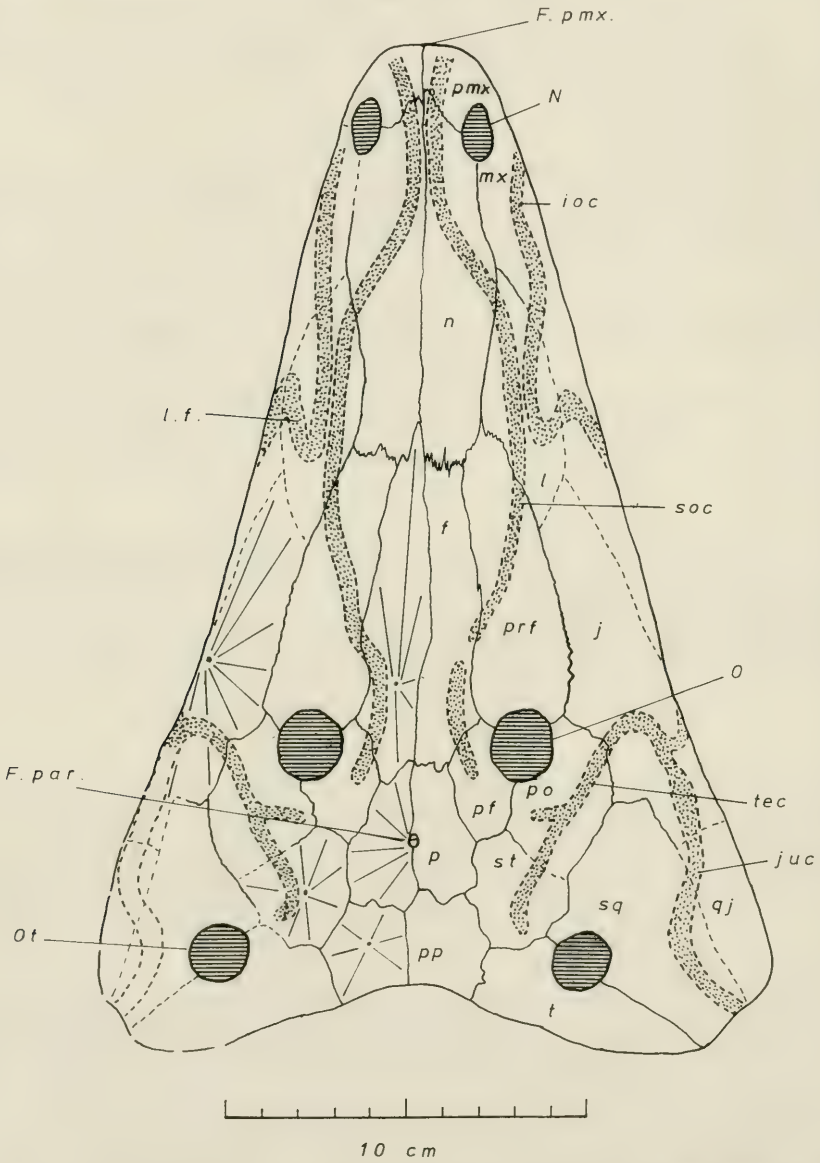


Abb. 6. Das Schädeldach von *Eocyclotosaurus lehmani* (Heyler) (MNHNP), Holotypus. Punktsignatur: Sinneskanäle; gestrichelte Linien: vermutete Sutur; radiale, von einem Punkt ausgehende Strahlen: Ossifikationsstrahlen; Abkürzungen: siehe 1.4.

Öffnungen des Schädeldaches

Die vordersten sichtbaren Öffnungen des Schädels sind die ovalen Nares. Sie werden vorne vom Praemaxillare und hinten vom Nasale begrenzt. Dorsolateral wird die Umrandung der Nares von den Maxillaria gebildet. Die Orbitae sind fast kreisrund. Sie werden ausschließlich von den Praefrontalia, Postfrontalia und Postorbitalia begrenzt. Das Foramen parietale hat einen Durchmesser von etwa 4 mm und befindet sich auf der Mediansutur im Zentrum der Parietalia. Die Otica, nur auf der rechten Schädelhälfte erhalten, ist ebenfalls kreisrund. Sie wird etwa zu gleichen Teilen von Squamosum und Tabulare begrenzt.

Sinneskanäle

Der Supraorbitalkanal läuft aus dem Praemaxillare unmittelbar neben der Mediansutur ins Nasale. Der Kanal läuft dann durch das Nasale nach lateral ins Lacrimale, das er fast zu dreiviertel der Länge durchläuft. Das Praefrontale wird mediocaudad durchquert. Im Frontale und im Postfrontale löst sich sein Verlauf in einer Grübchenstruktur auf, die aber deutlich den weiteren Verlauf des Kanals anzeigt. Der Supraorbitalkanal endet im Postorbitale, wo der Zusammenschluß mit Temporal- und Infraorbitalkanal gut zu erkennen ist.

Der Infraorbitalkanal ist im vorderen Bereich zwischen Maxillare und Lacrimale gut zu erkennen. Im Lacrimale weist er – im Gegensatz zu D. HEYLERS Feststellung (D. HEYLER 1969) – eine eindeutige Lacrimalflexur auf. Der weitere Verlauf des Kanals kann erst wieder in der Jugalflexur erkannt werden. Er durchquert das Jugale und vereinigt sich im Postorbitale mit Supraorbital- und Temporalkanal.

Der Temporalkanal läuft vom Postorbitale ins Supratemporale und endet an dessen Hinterrand.

Der Jugalkanal beginnt in der Jugalflexur des Infraorbitalkanals. Dann verläuft er, allerdings nur auf der rechten Seite erhalten, ins Quadratojugale und von dort ins Squamosum, wo er seitlich nach hinten den Schädel in einer kleinen Auskerbung verläßt.

Gaumen

Die Fangzähne im vorderen Teil des Oberkiefers sind etwa 15 mm lang. Ihr Basisdurchmesser beträgt etwa 6 mm. Die Zähne sind mit ihren Spitzen nach hinten geneigt. D. HEYLER (1974: 113) beschreibt zwischen den Fangzähnen sog. „pits", die er als Vertiefung für die Fangzähne des Unterkiefers deutet. Doch sind diese Gruben nichts anderes als die Alveolen des jeweils nicht in Funktion befindlichen Zahnes der Oberkieferfangzahnpaare. Wäre D. HEYLERS Beobachtung richtig, so würde dies bedeuten, daß *Eocyclotosaurus* = *„Stenotosaurus"* nicht zwei, sondern vier gleichzeitig in Funktion befindliche Fangzähne im Unterkiefer gehabt hätte, und zwar jeweils einen rostral/gegenüber und einen caudal/gegenüber den Choanen stehenden. Dies ist jedoch bei allen Stegocephalen gänzlich unbekannt. Alle Stegocephalen haben im Unterkiefer nur zwei Fangzahnpaare, von denen in der Regel jeweils nur ein Zahn pro Paar in Funktion ist. Zudem liegen die Fangzähne des Unterkiefers unmittelbar an der Schnauzenspitze. Die tatsächlichen Vertiefungen zur Aufnahme der Fangzähne des Unterkiefers sind auf der Gaumenseite als schwach eingetiefte Mulden im Abdruck erkennbar.

Die schlechte und unvollständige Erhaltung dieses Exemplars läßt keine weitere, über die von D. HEYLER hinausgehende oder ergänzende Beschreibung zu.

Die Schädelabmessungen siehe Tab. 1.

Ergänzende Beobachtungen an Exemplar SGGR STEG 1
Taf. 3, Fig. 1, 2; Taf. 4, Fig. 2, 4

Der Schädel ist körperlich erhalten. Die Knochenoberfläche ist jedoch zerstört, so daß Skulpturierung und Suturen nicht mehr erkennbar sind. Die Maße des Schädels sind aus Tab. 1 ersichtlich. Das Exemplar ist kleiner als das vorher beschriebene Stück. Es ist auch etwas schmäler und weist eine etwas längere Vomerplatte auf. Man kann dieses Stück trotz seiner geringen Größe jedoch nicht mit Sicherheit als eine juvenile Form ansprechen, da die Schädelproportionen (Tab. 1) dagegen sprechen.

Bemerkung. – Da an den besprochenen Exemplaren der drei Gattungen der Subfamilie Heylerosaurinae unterschiedliche Schädelpartien erhalten sind, können nicht alle Merkmale erfaßt und verglichen werden.

Genus *Odenwaldia* Morales & Kamphausen 1984

Typusart: *Odenwaldia heidelbergensis* (M. Morales & D. Kamphausen 1984)

Diagnose. – Das Jugale hat wahrscheinlich keinen Anteil an der Begrenzung der Orbita. Der Ohrschlitz ist offen und weist an seinem distalen Ende eine deutliche Verengung auf.

Odenwaldia heidelbergensis Morales & Kamphausen
Abb. 7; Taf. 6, Fig. 1, 2

Einen ersten Fundbericht veröffentlichte W. Simon 1961. Er stellte das Exemplar „in die nächste Verwandtschaft von *Trematosaurus*" (1961: 128).

Holotypus: Vollständiger Abdruck eines Schädels sowie dessen Steinkern. Linke Schnauzenspitze separat. GPIH SMO 1 (W. Simon 1961: 128–130, Abb. 1–2).

Stratum typicum: Oberer Konglomerat-Horizont des höchsten Mittleren Buntsandsteins (W. Simon, 1961 S. 129).

Locus typicus: Waldkatzenbach am Katzenbuckel, Odenwald, Südwestdeutschland.

Diagnose. – siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung. – Siehe M. Morales & D. Kamphausen 1984: 673–683.

Vorkommen: Bisher nur locus typicus.

Material: Bisher nur der Holotypus.

Genus *Meyerosuchus* Oćev 1966

Typusart: *Labyrinthodon Fürstenberganus* H. v. Meyer 1855

Diagnose. – Die Gaumenfenster sind lang und schmal. Der Processus cultriformis ist breit und ragt nicht so weit in den Vomer hinein wie bei *Eocyclotosaurus.*

Bemerkung. – Von der Gattung *Meyerosuchus* Oćev ist nur eine Art bekannt. Die in dieser Arbeit erwähnten Exemplare (FSD: H. v. Meyer 1855; SMF A300: T. Edinger 1937; SMNS 51561) sind nur als Gaumenabdrücke erhalten. Exemplar SMF A300 zeigt deutlich, daß es nicht zu den Capitosauridae gerechnet werden kann, wie T. Edinger meinte (s. o.), da es eine doppelte Apertura praemaxillaris besitzt. Bedauerlicherweise ist dieses wichtige Merkmal beim Holotypus nicht zu beobachten. Auf Grund der oben genannten diagnostischen Merkmale sowie auch aus stratigraphischen Gründen kann *Meyerosuchus* nur der Subfamilia Heylerosaurinae zugeordnet werden. Eine Zuordnung zu *Trematosaurus* scheidet meiner Ansicht nach aus, da bei den vorliegenden Exemplaren der Gaumen für diese Gat-

tung viel zu breit ist. Es kann jedoch nicht überprüft werden, ob der Ohrschlitz offen oder geschlossen ist. Träfe ersteres zu, stünden die Exemplare *Odenwaldia* näher, bei geschlossenem Ohrschlitz *Eocyclotosaurus*. Wegen dieser Ungewißheit sollte die Gattung *Meyerosuchus* innerhalb der Heylerosaurinae bis zu einer späteren Klärung durch einen Neufund beibehalten werden.

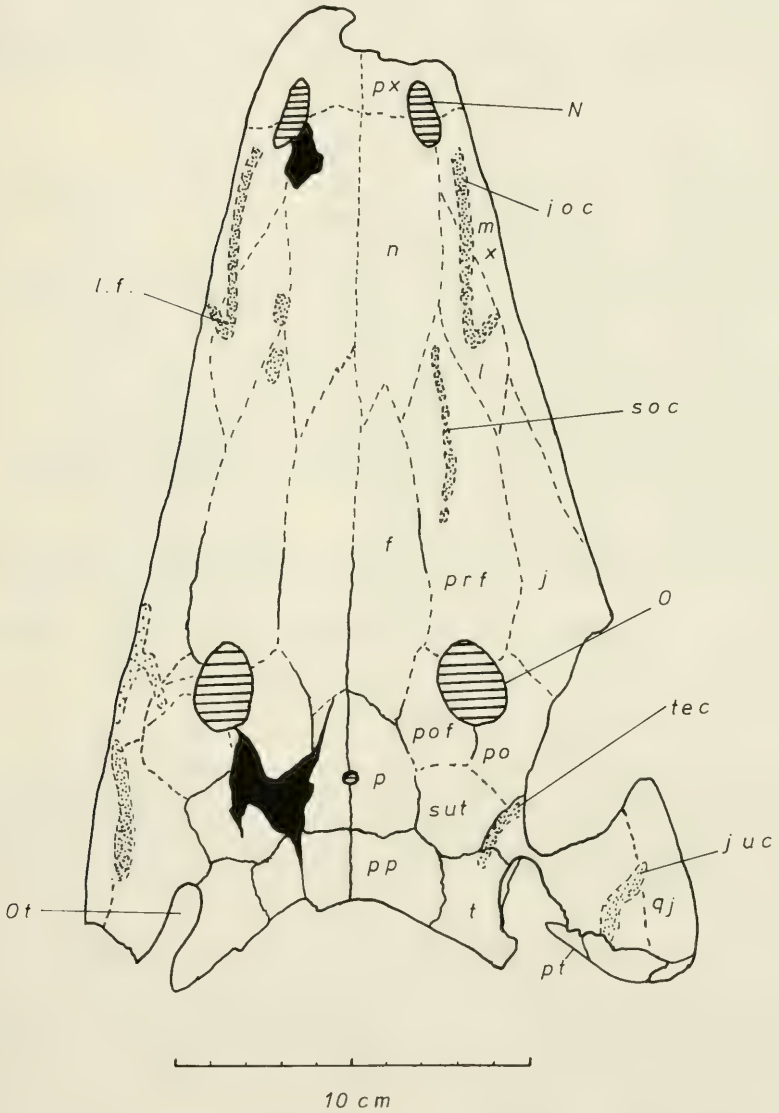


Abb. 7. Das Schädeldach von *Odenwaldia heidelbergensis* MORALES & KAMPHAUSEN (GPIH SMO 1). Schädel asymetrisch verdrückt. Punktsignatur: Sinneskanäle; gestrichelte Linien: vermutete Sutur; Abkürzungen: siehe 1.4.

Meyerosuchus fuerstenberganus (v. Meyer 1855)

Taf. 7, Fig. 1, 2; Taf. 8, Fig. 3

1847 *Labyrinthodon Fürstenbergensis* n.sp. – H. v. Meyer, Inhaltsverzeichnis. – [nomen nudum*)].
1847 *Labyrinthodon Fürstenbergianus.* – H. v. Meyer, S. 186. – [nomen nudum*)].
1852 *Mastodonsaurus Fürstenberganus.* – F. Plieninger, S. 468. – [nomen nudum*)].
*1855 *Labyrinthodon Fürstenberganus.* – H. v. Meyer, S. 138–139, Taf. 64, Fig. 16.
1858 *Labyrinthodon Fürstenberganus.* – H. v. Meyer, S. 234.
1864 *Trematosaurus? (Labyrinthodon) Fuerstenbergianus* H. v. Meyer. – F. A. v. Alberti, S. 238.
1884 *Labyrinthodon Fürstenberganus.* – H. v. Eck, S. 89.
1890 *Mastodonsaurus (Labyrinthodon) fürstenbergensis* H. v. Meyer. – K. A. v. Zittel, S. 407.
1896 *Labyrinthodon* aff. *Fürstemberganus* H. v. Meyer. – E. Fraas, S. 7.
1899 *Trematosaurus Fürstenbergianus.* – F. Schalch, S. 22.
1907 *Mastodonsaurus Fürstenberganus.* – M. Schmidt, S. 6.
1913 *Capitosaurus fuerstenberganus* H. v. Meyer. – H. C. Schroeder, S. 262.
1923 *Trematosaurus fürstenberganus.* – E. Wepper, S. 15.
1932 *Capitosaurus fürstenbergensis* H. v. Meyer. – F. v. Huene, S. 224.
1933 *Capitosaurus fürstenberganus* (H. v. Meyer 1847). – O. Kuhn, S. 87.
1937 *Capitosaurus fürstenberganus* (H. v. Meyer). – T. Edinger, S. 181–192, Fig. 1–2.
1942 *Capitosaurus fürstenberganus* (H. v. Meyer). – T. Nilson, S. 97.
1947 *Stenotosaurus semiclausus.* – A. S. Romer, S. 228 (partim, Gaumen).
1955 *Stenotosaurus* Romer. – J. Piveteau, S. 149 (partim, Gaumen).
1956 *Stenotosaurus fürstenbergianus.* – F. v. Huene, S. 92.
1960 ?*Parotosaurus fürstenberganus* (H. v. Meyer 1847). – O. Kuhn, S. 79.
1962 *Parotosaurus semiclausus.* – D. M. S. Watson, S. 255 (partim, Gaumen).
1965 *Parotosaurus semiclausus* (Swinton) Watson 1962. – S. P. Welles & J. Cosgriff, S. 82–85 (partim, Gaumen).
1966 *Meyerosuchus.* – V. C. Oćev, S. 155.
1983 *Meyerosuchus fuerstenberganus* (H. v. Meyer). – D. Kamphausen, S. 124.

Holotypus: Fragment des Abdruckes der Gaumenseite eines Schädels; FSD (H. v. Meyer 1847: 186).

Stratum typicum: Mittlerer Buntsandstein (Basis smk, über VH1, freundl. Mitt. D. Ortlam).

Locus typicus: Herzogenweiler bei Freudenstadt, Schwarzwald, Süddeutschland.

Diagnose. – Siehe Gattungsdiagnose.

Vorkommen: Schwarzwald (Herzogenweiler, Hohlwangen bei Freudenstadt, Calw)

Material: Exemplar FSD (H. v. Meyer 1855: 138–139, Fig. 64, Abb. 16), Gaumenfragment; Fundort Herzogenweiler, Schwarzwald, smk über VH1. – Exemplar SMF A300 (T. Edinger 1937: 181–192, Fig. 1, 2), Gaumenfragement; Fundort Hohlwangen, NE Freudenstadt, „Dolomit"-Breccie, Mitte von smk. – Exemplar 51561, Vomer-Bruchstück; Fundort Calw, Schwarzwald, smk.

Neubeschreibung des Typus-Exemplars FSD

Das Exemplar besteht aus dem Abdruck der Gaumenseite eines Stegocephalen in einem mittelkörnigen, dunkelrot bis violett gefärbten Sandsteinblock. Es ist der vordere Teil des Gaumens von der Schnauzenspitze bis etwa zur Mitte der Gaumenfenster (Fenestrae interpterygoidales) als Abdruck erhalten. Leider ist der entscheidende Teil des Stückes, der Bereich der vorderen Gaumenöffnungen (Aper-

*) Ohne Beschreibung und ohne Abbildung, d. h. ohne Indikation i. S. IRZN, Art. 69A.

turae praemaxillares), zerstört, so daß das für die systematische Zugehörigkeit entscheidende Merkmal, die doppelte Apertura praemaxillaris, nicht festgestellt werden kann. Bei dem von T. EDINGER (1937: 181–192, Abb. 1, 2) der gleichen Art zugeordneten zweiten Exemplar SMF A300 (siehe S. 30) ist eine eindeutige doppelte Apertura praemaxillaris vorhanden (M. MORALES & D. KAMPHAUSEN 1984: 682, Abb. 5). Vom Praemaxillare sind lediglich einige Zähne erhalten geblieben. Auch das Maxillare ist nur durch einige Zähne auf der rechten Gaumenseite, bei Betrachtung von unten, belegt. Die Vomerplatte läuft in zwei caudad spitz endenden Fortsätzen aus. Sie verlaufen parallel zueinander. Zwischen diese Fortsätze erstreckt sich nach vorne der Processus cultriformis des Parasphenoids. Am Vorderende taucht dieser, bei Betrachtung von unten, unter die Vomerplatte ab. Im rostralen Bereich des Processus cultriformis sind die Suturflächen zum Vomer deutlich erkennbar.

Die Vomeres weisen insgesamt etwa 30 Zähne und acht Alveolen der transversalen und der lateralen vomeralen Zahnreihe auf. Von den vorderen Fangzähnen, die auf dem Vomer stehen, ist auf beiden Gaumenseiten der hintere in Funktion. Auf der rechten Gaumenseite, von unten betrachtet, sind bis zur Höhe der Gaumenfenster 27 Zähne auf dem Praemaxillare und Maxillare zählbar (Taf. 7, Fig. 1). Auf dem Palatinum befinden sich vermutlich acht Zähne und vier Alveolen der lateralen vomeralen Zahnreihe. Die genaue Zahl läßt sich nicht feststellen, da die Sutur zwischen Vomer und Palatinum nicht erkennbar ist. Auf dem Palatinum befinden sich außerdem weitere 10 Zähne und 6 Alveolen der inneren lateralen Zahnreihe, je Gaumenseite. Die vordersten Zähne dieser Zahnreihen sind zu Fangzähnen umgebildet. Der jeweils caudad gelegene Fangzahn ist in Funktion. An das Palatinum schließt sich caudad das Ectopterygoid an. Es ist aber nur noch fragmentarisch erhalten. Das Ectopterygoid der rechten Seite, von unten betrachtet, weist 20 Zähne und drei Alveolen auf. Das Pterygoid bildet den äußeren Rand der Gaumenfenster. Gleichzeitig bildet es den Abschluß des Gaumenfragmentes.

Die Maße des Schädelfragmentes sind in Tab. 1 angegeben.

Beschreibung des Exemplars SMNS 51561

Taf. 8, Fig. 3

Es handelt sich um den rechten Teil, von unten betrachtet, eines relativ kleinen Bruchstückes einer Vomerplatte. Das Praemaxillare fehlt. Der Rand zu den Vertiefungen für die Aufnahme der Fangzähne ist erhalten. Es sind fünf Zähne der transversalen vomeralen Zahnreihe sichtbar. Von der lateralen vomeralen Zahnreihe sind drei Zähne und sieben Alveolen zu erkennen. Der hintere der beiden rostrad der Choane stehenden Fangzähne ist in Funktion. Das Bruchstück reicht nach hinten bis etwa zur Mitte der undeutlich erkennbaren Choane.

Es gehört vermutlich zu *Meyerosuchus fuerstenberganus*, jedenfalls weist es ein ähnliches stratigraphisches Vorkommen wie das Typus-Exemplar (Mittlerer Buntsandstein) auf, auch lag sein Fundort (Calw) dem des Typus-Exemplars benachbart. Dieses Stück wurde in der Literatur bisher nicht erwähnt. Wegen der geringen Zahl von Merkmalen ist es für vorliegende Untersuchungen nur von geringer Bedeutung.

Ergänzende Beschreibung des Exemplars SMF A300

Taf. 7, Fig. 2

Dieses Exemplar weist weit mehr morphologische Details auf als das Typus-Exemplar. Der Erstbeschreibung T. EDINGERS (1937) ist mit Ausnahme einer Beob-

achtung nichts hinzuzufügen. T. EDINGER glaubte, daß die Apertura praemaxillaris ungeteilt sei und daß sich somit zwischen den beiden Vertiefungen zur Aufnahme der Unterkieferfangzähne ein weiterer, verbindender Hohlraum befinde, welcher der Aufnahme der Glandula intermaxillaris gedient haben solle. Anhand eines Silikonausgusses des entsprechenden Gaumenbereiches kann aber gezeigt werden, daß ursprünglich ein Knochensteg die beiden Vertiefungen trennte. Dieser Steg ist zwar beschädigt, aber noch eindeutig erkennbar. Somit weist *Meyerosuchus* ein Merkmal auf, welches ihn näher zu *Eocyclotosaurus* als zu den Capitosauriden stellt (M. MORALES & D. KAMPHAUSEN 1984).

3.2. Familia Capitosauridae

Diskussion. – Die Familia Capitosauridae gliedert sich wie folgt:

Subfamilia	Capitosaurinae WATSON, 1919
Genera	*Parotosuchus* OĆEV & SHISHKIN 1968
	Cyclotosaurus FRASS 1889
Subfamilia	Wetlugasaurinae SÄVE-SÖDERBERGH 1935
Genus	*Wetlugasaurus* RIABININ 1930
Subfamilia	Stenotosaurinae HEYLER 1969
Genera	*Stenotosaurus* ROMER 1947
	Procyclotosaurus WATSON 1958

Von der Familia Capitosauridae wurde in der jüngeren Vergangenheit lediglich die Gattung *Stenotosaurus* von verschiedenen Autoren irrtümlich mit Gattungen der Familia Benthosuchidae in Zusammenhang gebracht. T. EDINGER (1937) stellte *C. semiclausus*, den heutigen *S. semiclausus*, zu *C. fuerstenberganus*, den heutigen *Meyerosuchus fuerstenberganus*. A. S. ROMER (1947) begründete *Stenotosaurus* und stellte *C. fuerstenberganus*, den heutigen *M. fuerstenberganus*, in diese neue Gattung. Ebenso stellten D. HEYLER (1969) und M. A. SHISHKIN (1980) *Eocyclotosaurus* zu *Stenotosaurus*. Die beiden letztgenannten Autoren glaubten, der Ausschluß des Jugale von der Begrenzung der Orbita sei ein übergeordnetes systematisches Merkmal.

Die vorliegende Arbeit hat lediglich die Klärung der systematischen Zugehörigkeit von *Eocyclotosaurus* zum Inhalt, deshalb wird in diesem Abschnitt nur die Unterfamilia Stenotosaurinae eingehender erörtert. Bei den nicht behandelten Arten verweise ich auf die Originalliteratur.

Familiendiagnose. – Schmal- bis breitschnauzige Stegocephalen. Das Foramen praemaxillare ist gut entwickelt. Das Frontale hat, mit Ausnahme bei *Wetlugasaurus*, stets deutlichen Anteil an der Begrenzung der Orbita. Das Jugale kann von der Begrenzung der Orbita ausgeschlossen sein. Der Ohrschlitz ist bei frühen Capitosauriden offen, bei den späteren Formen (*Cyclotosaurus*, *Stenotosaurus*, *Procyclotosaurus*) geschlossen. Die Apertura praemaxillaris ist ungeteilt.

Subfamilia Stenotosaurinae

Der Schädel ist stärker gewölbt als bei *Cyclotosaurus* und *Parotosuchus*. Das Jugale hat keinen oder nur geringen Anteil an der Begrenzung der Orbita. Die Augen sind groß und oval und besitzen einen deutlichen Wulst. Der Ohrschlitz ist immer geschlossen (D. KAMPHAUSEN 1983).

Genus *Stenotosaurus* ROMER 1947

Typusart: *Capitosaurus semiclausus* W. SWINTON 1927.

Diagnose. – Die Schnauze ist schmal. Das Jugale hat keinen Anteil an der Begrenzung der Orbita. Der Processus cultriformis des Parasphenoids ist breit.

Stenotosaurus semiclausus (SWINTON 1927)

Abb. 10; Taf. 9, Fig. 1, 2

*1927 *Capitosaurus semiclausus* sp.n. – W. E. SWINTON, S. 178–185, Taf. 4, Fig. 1, 2, 3.
1928 *Capitosaurus semiclausus* SWINTON. – M. SCHMIDT, S. 377, Fig. 1062a.
1932 *Capitosaurus subclausus* SWINTON. – F. v. HUENE, S. 224.
1933 *Cyclotosaurus semiclausus* SWINTON. – O. KUHN, S. 109.
1933 *Capitosaurus semiclausus* (SWINTON 1927). – O. KUHN, S. 90.
1935 *Capitosaurus semiclausus*. – G. SÄVE-SÖDERBERGH, S. 75.
1936 *Capitosaurus semiclausus* SWINTON. – A. HARTMANN-WEINBERG & T. M. KUZMIN, S. 38.
1937 *Capitosaurus semiclausus* SWINTON. – T. EDINGER, S. 183.
1947 *Stenotosaurus semiclausus*. – A. S. ROMER, S. 228 (partim, Schädeldach).
1955 *Stenotosaurus* ROMER. – J. PIVETEAU, S. 149 (partim, Schädeldach).
1956 *Stenotosaurus semiclausus* SWINTON. – F. v. HUENE, S. 92, Fig. 126 (partim, Schädeldach).
1956 *Stenotosaurus fürstenbergianus*. – F. v. HUENE, S. 92 (partim, Schädeldach).
1960 *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON 1927). – O. KUHN, S. 83.
1962 *Parotosuchus semiclausus*. – D. M. S. WATSON, S. 255 (partim).
1965 *Parotosuchus semiclausus* (SWINTON) WATSON 1962. – S. P. WELLES & J. COSGRIFF, S. 82–85, Fig. 37.
1968 *Parotosaurus semiclausus*. – ORTLAM, S. 701.
1969 *Stenotosaurus* ROMER. – D. HEYLER, S. 77.
1970 *Parotosaurus semiclausus* (SWINTON 1927) WATSON 1962. – ORTLAM, S. 575.
1974 *Parotosaurus semiclausus* (SWINTON) WATSON. – D. ORTLAM, S. 876.
1974 *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON 1927). – R. PATON, S. 283.
1976 *Stenotosaurus semiclausus* SWINTON. – D. HEYLER, S. 2, Fig. 7.
1980 *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON). – M. A. SHISHKIN, S. 117.
1981 *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON, 1927). – D. KAMPHAUSEN & M. MORALES, S. 652.
1983 *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON, 1927). – D. KAMPHAUSEN, S. 119–128. Abb. 2.

Holotypus: Sandsteinblock mit dem Abdruck des Schädeldaches sowie dazugehörendem Steinkern mit Teilen des hinteren Gaumens; BMNH R5276/R5277 (W. SWINTON 1927, S. 178–185, Taf. 4, Fig. 1, 2, 3).

Stratum typicum: Oberer Buntsandstein, VH 5 (freundl. Mitt. D. ORTLAM).

Locus typicus: Herzogenweiler bei Freudenstadt, Schwarzwald, Süddeutschland.

Diagnose. – Art der Gattung *Stenotosaurus* mit relativ grober Wabenstruktur des Schädeldaches.

Vorkommen: Bisher nur locus typicus.

Material: Bisher nur der Holotypus.

Ergänzende Beobachtungen an Exemplar BMNH R5276/R5277 (Holotypus)

Abb. 10; Taf. 9, Fig. 1, 2

Der Typus besteht aus dem Abdruck einer Schädeloberseite (BMNH R5276) sowie dem dazugehörigen Steinkern (BMNH R5277) des Schädels, dem der rostrale Abschnitt fehlt. Auf dem Steinkern befindet sich noch eine dünne Knochenauflage.

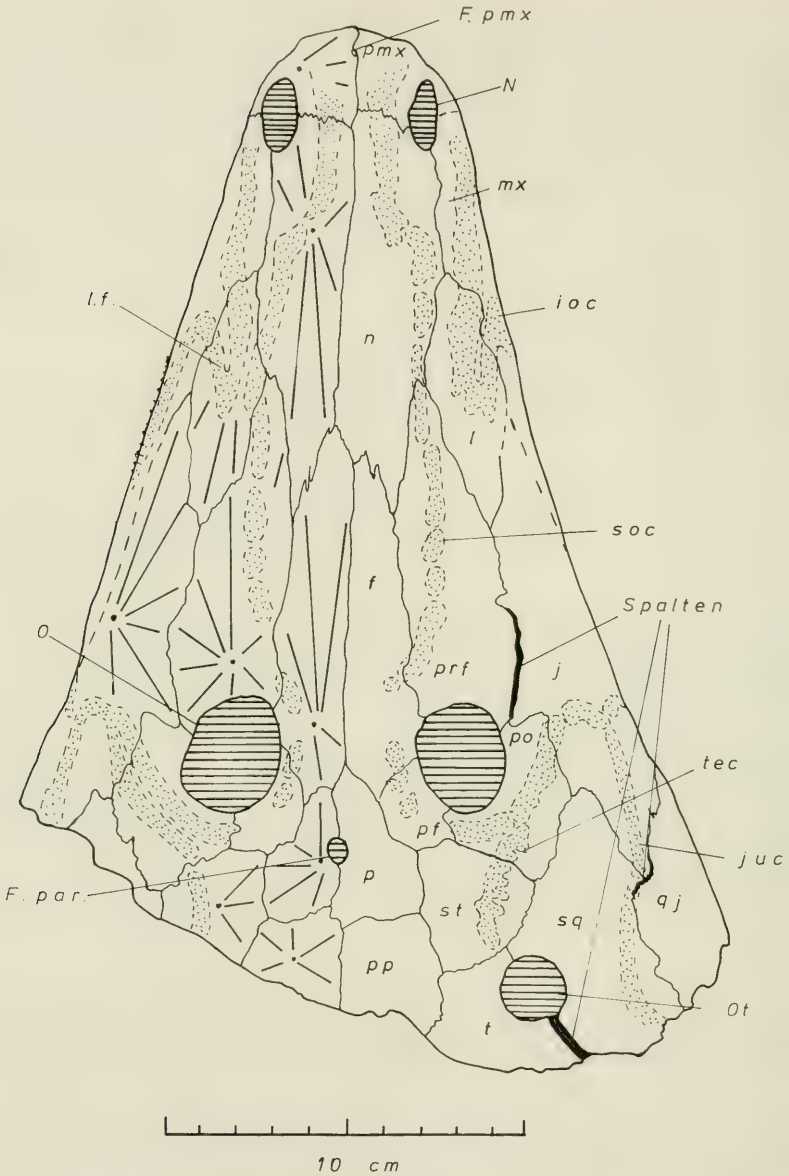


Abb. 8. Das Schädeldach von *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON) (BMNH R5276), zeichnerisch rekonstruiert aus dem Abdruck der Schädeloberseite. Abkürzungen: siehe 1.4.

Die Erstbeschreibung durch W. SWINTON (1927) ist, mit Ausnahme der Behauptung, daß hier ein Zwischenstadium von offenem und geschlossenem Ohrschlitz vorliege, zutreffend. Der leicht geöffnete Spalt zwischen Tabulare und Squamosum stellt aber kein Indiz für ein stammesgeschichtliches Zwischenstadium dar, sondern muß auf das juvenile Alter (R. PATON, 1974: 283) und auf den Erhaltungszustand des Exemplars zurückgeführt werden (D. KAMPHAUSEN 1983). Beim allmählichen Schließen des Ohrschlitzes, wie allgemein in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der

Capitosauriden angenommen wird, wäre zu erwarten, daß Squamosum und Tabulare nicht in breiter Front, wie bei vorliegendem Exemplar, aufeinander zuwachsen würden, sondern sich nur punktuell berührten (Abb. 10). Zudem ist, was R. PATON (1974) bereits erwähnt, der aus der Sutur hervorgegangene Spalt zwischen Praefrontale und Jugale auf der rechten Schädelhälfte fast genauso breit wie der Ohrschlitz, was das juvenile Alter des Tieres beweist. Zudem kommt es zu einem postmortalen Auseinanderklaffen des ursprünglich geschlossenen Ohrschlitzes, vermutlich durch Wassereinwirkung.

Die Abmessungen sind in Tab. 1 angegeben.

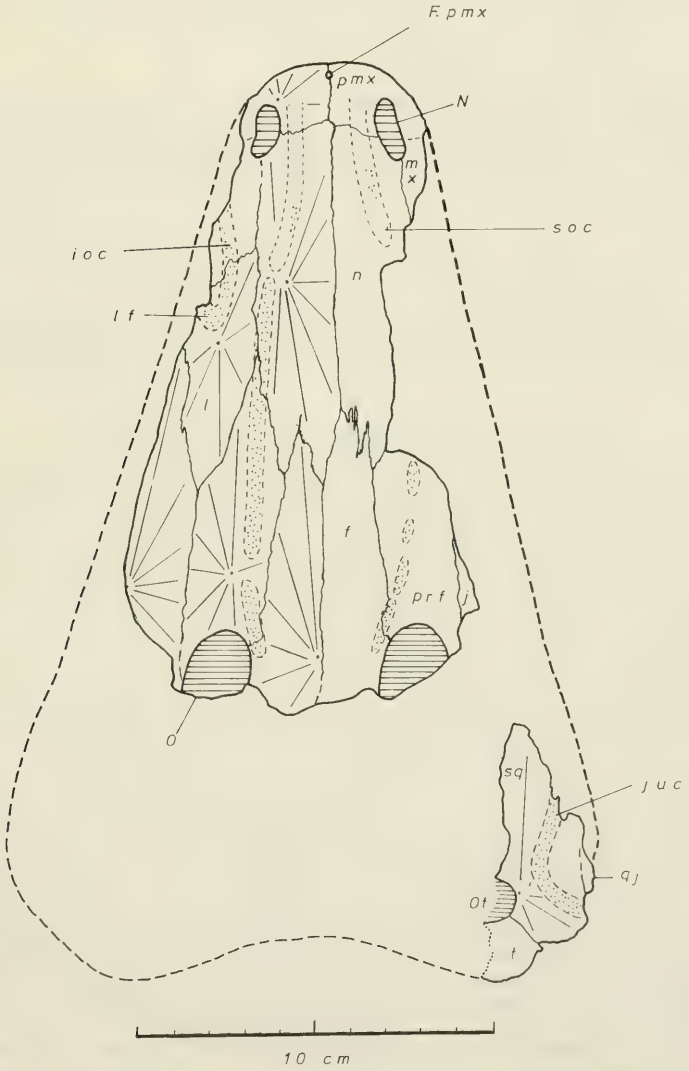


Abb. 9. Das Schädeldach von *Stenotosaurus gracilis* KAMPHAUSEN (SMK). Punktierte Linie: Fraktur im Tabulare (t); Abkürzungen: siehe 1.4.

Stenotosaurus gracilis Kamphausen 1983

Abb. 11; Taf. 8, Fig. 1, 2

*1983 *Stenotosaurus gracilis* n.sp. – D. Kamphausen, S. 119–128, Abb. 1–3.

Holotypus: Abdruck eines in zwei Teilen vorliegenden Stegocephalenschädels (Schädeldach rostral der Augen und rechte Oticalregion) SMK (D. Kamphausen 1983: 119–128, Abb. 1–3).

Stratum typicum: Untere Röttone, Oberer Buntsandstein, 60 m unter der Buntsandstein-/Muschelkalkgrenze.

Locus typicus: Kronach, Nordbayern.

Diagnose. – Art der Gattung *Stenotosaurus* mit relativ feiner Skulptur des Schädeldaches.

Vorkommen: Bisher nur locus typicus.

Material: Bisher nur der Holotypus.

Beschreibung. – Siehe D. Kamphausen 1983: 119–128.

Bemerkung. – Statt des durch Wassereinwirkung postmortal geöffneten Ohrschlitzes ist bei *S. gracilis* ein Bruch des Tabulare festzustellen (Abb. 9).

Genus *Procyclotosaurus* Watson 1958

Typusart: *Capitosaurus stantonensis* A. S. Woodward 1904.

Diagnose. – Die Schnauze ist sehr schmal. Das Jugale hat geringen Anteil an der Begrenzung der Orbita. Der Processus cultriformis des Parasphenoids ist schmal.

Procyclotosaurus stantonensis (Woodward 1904)

*1904 *Capitosaurus stantonensis*. – A. S. Woodward, S. 170, Fig. 34, Taf. 11.
1910 *Capitosaurus stantonensis* Woodward. – F. v. Huene, S. 335, Fig. 10.
1911 *Cyclotosaurus stantonensis* A. Woodward. – Zittel, S. 172.
1913 *Cyclotosaurus stantonensis*. – E. Fraas, S. 289.
1913 *Cyclotosaurus stantonensis* Woodward. – H. Schroeder, S. 256.
1914 *Capitosaurus? stantonensis*. – C. Wiman, S. 6, Fig. 5.
1919 *Cyclotosaurus stantonensis*. – D. M. S. Watson, S. 30.
1923 *Capitosaurus? stantonensis*. – O. Jaekel, S. 14.
1923 *Cyclotosaurus stantonensis*. – W. Roepke, S. 65.
1927 *Cyclotosaurus stantonensis* Smith Woodward (1904). – W. E. Swinton, S. 185.
1932 *Cyclotosaurus stantonensis* Woodw.. – O. Kuhn, S. 106, Fig. 1.
1933 *Cyclotosaurus stantonensis*. – O. Kuhn, S. 92.
1947 *Cyclotosaurus stantonensis*. – A. S. Romer, S. 227.
1958 *Procyclotosaurus stantonensis*. – D. M. S. Watson, S. 257.
1962 *Capitosaurus stantonensis*. – D.M. S. Watson, S. 256.
1965 *Cyclotosaurus stantonensis* (Woodward) Zittel, 1911. – S. P. Welles & J. Cosgriff, S. 40, Fig. 15.
1970 *Cyclotosaurus stantonensis* (Woodward 1904) Zittel 1911. – D. Ortlam, S. 574.
1974 *Cyclotosaurus leptognathus* (Owen). – R. Paton, S. 253–289, Fig. 1,2,3,4, Taf. 35,36.
1976 *Cyclotosaurus stantonensis* (Woodward) Zittel 1911. – D. Heyler, S. 140.
1980 *Stenotosaurus leptognathus* (Paton). – M. A. Shishkin, S. 117.

Holotypus: Vollständig erhaltenen Schädel, ursprünglich in zwei getrennten Blöcken vorliegend, so beschrieben von A. S. Woodward 1904. Später zusammengesetzt und vollständig präpariert. BMNH R3174 (R. Paton 1974: 153–289, Taf. 35).

Stratum typicum: „Lower Keuper" Sandstone, „Building Stone Formation".

Locus typicus: Stanton bei Uttoxeter, Staffordshire, England.

Diagnose. – Siehe Gattungsdiagnose.

Vorkommen: Bisher nur locus typicus.
Material: Bisher nur Holotypus.

Beschreibung. – Siehe R. PATON 1974: 153–289.

Diskussion. – R. PATON nimmt 1974 an, daß BMNH R3174 zu *Labyrinthodon leptognathus* OWEN 1842 gehört. Der Holotypus von *L. leptognathus* ist allerdings so fragmentarisch erhalten, daß der Name als nomen dubium betrachtet werden muß (D. KAMPHAUSEN 1983: 124). Aufgrund der Gattungsdiagnose gehört der Schädel (BMNH R3174) weder zur Gattung *Capitosaurus**), noch zu *Cyclotosaurus*, noch zu *Stenotosaurus*. Da das Exemplar auch keiner anderen Gattung zugeordnet werden kann, muß es mit dem ältesten verfügbaren Gattungsnamen *Procyclotosaurus* belegt werden.

4. Vergleich von *Eocyclotosaurus* mit anderen Stegocephalen des Buntsandsteins

Im mitteleuropäischen Buntsandstein treten fast gleichzeitig zwei schmalschnauzige Stegocephalen mit geschlossenem Ohrschlitz auf, nämlich einerseits der benthosuchide *Eocyclotosaurus* und andererseits der capitosauride *Stenotosaurus*.

a. Vergleich mit *Stenotosaurus*: *Eocyclotosaurus* weist einen noch etwas schmaleren Schädelbau als *Stenotosaurus* auf. Zudem ist der Schädel des ersteren erheblich flacher (Tab. 1). *Stenotosaurus* weist ein ausgeprägtes Foramen praemaxillare auf (Abb. 10), bei *Eocyclotosaurus* ist dieses nur sehr schwach entwickelt. Ob aus dieser Tatsache, bei aller Vorsicht, auf unterschiedliche Lebensräume geschlossen werden kann, soll hier nicht entschieden werden. Das Foramen praemaxillare ist der äußere Austritt der Glandula intermaxillaris, einer Drüse, die bei rezenten Amphibien mit überwiegendem Aufenthalt außerhalb des Wassers stärker entwickelt ist. Selbst bei im allgemeinen neotenen Arten wie *Amblystoma*, die diese Drüse nur unvollkommen entwickeln, bildet sie sich nach der nur sehr selten eintretenden Metamorphose deutlich aus. Die wichtigsten Unterschiede zwischen *Eocyclotosaurus* und *Stenotosaurus* liegen aber in der doppelten Apertura praemaxillaris von *Eocyclotosaurus* und des bei ihm vorliegenden Ausschlusses der Frontalia von der Umrandung der Augenöffnungen.

b. Vergleich mit anderen Stegocephalenfunden: Neben den in vorliegender Arbeit bereits erwähnten Stegocephalen mit geschlossenem Ohrschlitz sind noch zwei weitere Funde bekannt, von denen der Nachweis des geschlossenen Ohrschlitzes zwar nicht endgültig erbracht werden konnte, die aber mit den hier bearbeiteten Exemplaren diskutiert werden sollten.

Es ist dies zunächst „*Cyclotosaurus*“ *mechernichensis* JUX & PFLUG (1958). Diese Art ist von zwei Abdrücken der postorbitalen Schädeldachregion bekannt. „*C.*“ *mechernichensis* stammt aus dem Oberen Buntsandstein. Der Ohrschlitz scheint tatsächlich bei beiden Exemplaren geschlossen zu sein. Allerdings ist der Erhaltungszustand nicht so gut, um dies eindeutig sagen zu können. Nach der damaligen Kenntnis (1958) über die stratigraphische Verbreitung und den Leitwert von Capitosauriden mit geschlossenem Ohrschlitz (es war nur *Cyclotosaurus* bekannt, von *Stenotosaurus* nahm man an, daß er einen offenen Ohrschlitz habe, und *Procyclotosaurus* war hin-

*) Der Name *Capitosaurus* geht auf das Typus- und einzige Exemplar von *C. arenaceus* (v. MÜNSTER 1836: 580) zurück. Seine nomenklatorische Stellung soll in einer anderen Arbeit geklärt werden.

Capitosauridae			Benthosuchidae				
Stenoto-saurus	*Procycloto-saurus*	*Meyero-suchus*	*Odenwaldia*	*Eocycloto-saurus*		
SMK	BMNH R5276/7	BMNH R3174	FSD SMF A300	GPIH SMO 1	SMNS 51562	SGGR STEG 1	MNHNP	
-	280*	210	- -	263	320	245	265	Länge des Schädels (Mediansutur)
-	210*	165	- -	185*	215	160	182*	Breite des Schädels
-	100	74	- -	92	95	80	90	Breite an der Lacrimalflexur
36	36	32	- -	51	50	34	43	Abstand der Augen
-	90	67	- -	87	95	75	85*	Abstand der Ohröffnungen
33	33	30	- -	24	23	20	-	Höhe des Schädels
-	-	31	35 50	-	34	20	33	Abstand der Choanen
-	85	61	- -	-	82	55	-	Abstand der Subtemporalgruben
-	-	-	43 63	-	75	55	50	Vomerlänge (A.pmx.-Fen.int.pt.)

Tab. 1. Maße des Schädeldaches, der Occipitalregion und des Gaumens der wichtigsten in dieser Arbeit behandelten Buntsandstein-Stegocephalen (in mm). * rekonstruiert.

sichtlich seines Fundhorizontes nicht einzuordnen) haben U. Jux & H. D. Pflug angenommen, besagter Fund stamme von der Grenze Anis/Ladin oder aus noch jüngerer Zeit. Es ist aber zu bedenken, daß die Zugehörigkeit der beiden Schädelfragmente zu *Cyclotosaurus* überhaupt nicht gesichert ist. Ich führe diese Art deshalb als *„Cyclotosaurus" mechernichensis.* Erhalten ist jeweils nur der hintere Schädelabschnitt, und hierin sind die Gattungen *Cyclotosaurus* und *Stenotosaurus,* von denen

der letztere bereits im Buntsandstein auftritt, kaum zu unterscheiden. Für „*Cyclotosaurus*“ *mechernichensis* muß eine Mindestschädellänge von 60 cm angenommen werden. Dies würde die Maße der hier behandelten Gruppen bei weitem übersteigen. Auch die Lage der Sinneskanäle lassen keine nähere Zuordnung zu. „*C.*“ *mechernichensis* kann deshalb bislang in keine der hier behandelten Gruppen sinnvoll eingegliedert werden. Diese Art wurde deshalb im Vergleich nicht berücksichtigt. Möglicherweise bestehen Beziehungen zu dem eher großwüchsigen Buntsandstein-Stegocephalen *Heptasaurus* (vgl. S. P. WELLES & J. COSGRIFF 1965).

Schließlich sollte noch *Odontosaurus voltzi* v. MEYER erwähnt werden. (H. v. MEYER 1838: 3, Taf. 1). Von den bereits 1837 beschriebenen Resten (Kieferbruchstücke) ist allerdings nichts mehr auffindbar. Sie sind sehr wahrscheinlich verloren. Der Literatur zufolge (H. v. MEYER 1838: 3; M. SCHMIDT 1928: 381; O. KUHN 1965: 58) handelt es sich vermutlich um einen schmalschnauzigen Capitosauroiden mit stumpfen, längsgerillten, stark gekrümmten Zähnen. *Odontosaurus voltzi* kann ebenfalls nirgends sinnvoll eingeordnet werden und sollte als nomen dubium betrachtet werden.

Alle in diesem Kapitel nicht berücksichtigten Stegocephalen des Buntsandsteins unterscheiden sich von *Eocyclotosaurus* durch einen offenen Ohrschlitz. Die spärlichen Stegocephalen-Skelettreste aus dem Muschelkalk (W. ROEPKE 1930; F. TRUSHEIM 1935) können wegen der fragmentarischen Erhaltung nicht näher verglichen werden.

5. Diskussion

5.1. Phylogenie

Für die folgende Diskussion der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge ist die Bewertung der Merkmale der besprochenen Formen hinsichtlich ihres anzestralen, bzw. abgeleiteten Charakters notwendig. Als anzestrale Merkmale können gelten: Offener Ohrschlitz, mäßig breite Schnauze, Frontalia von der Begrenzung der Orbitae ausgeschlossen, Jugalia mit Kontakt zu den Augenrändern, doppelte Apertura praemaxillaris. Abgeleitete Merkmale sind demnach: eine Otica (geschlossener Ohrschlitz), verbreiterte oder verschmälerte Schnauze, Beteiligung der Frontalia an der Begrenzung der Orbitae, Jugalia ohne Kontakt zu den Augenrändern und eine ungeteilte Apertura praemaxillaris. Von den abgeleiteten Merkmalen müssen sowohl die Bildung einer Otica (Schließung des Ohrschlitzes), die Entwicklung der Schmalschnauzigkeit als auch der Ausschluß der Jugalia von der Begrenzung der Orbitae als konvergent angesehen werden, da diese Merkmale sowohl bei den Benthosuchidae als auch den Capitosauridae entwickelt sind. Zur phylogenetischen Rekonstruktion können demnach die abgeleiteten Merkmale ungeteilte Apertura praemaxillaris und die Einbeziehung der Frontalia in die Umrandung der Orbitae herangezogen werden. Diese beiden Merkmale treten, mit Ausname des primitiven *Wetlugasaurus*, nur bei der Familie Capitosauridae auf.

1970 stellte D. ORTLAM, wie bereits erwähnt, die neue Gattung *Eocyclotosaurus* auf. Er wollte damit die nahe Verwandtschaft mit *Cyclotosaurus* aus der mittleren Obertrias dokumentieren. Aber genau diese Verwandtschaft liegt nicht vor. Die Bezeichnung *Eocyclotosaurus* ist somit eine sehr unglückliche Namengebung. Nach den Untersuchungen D. ORTLAMS sollte bei *E. woschmidti* das Frontale Anteil an der Begrenzung der Orbita besitzen, wie aus der Abb. 1 in D. ORTLAMS Arbeit

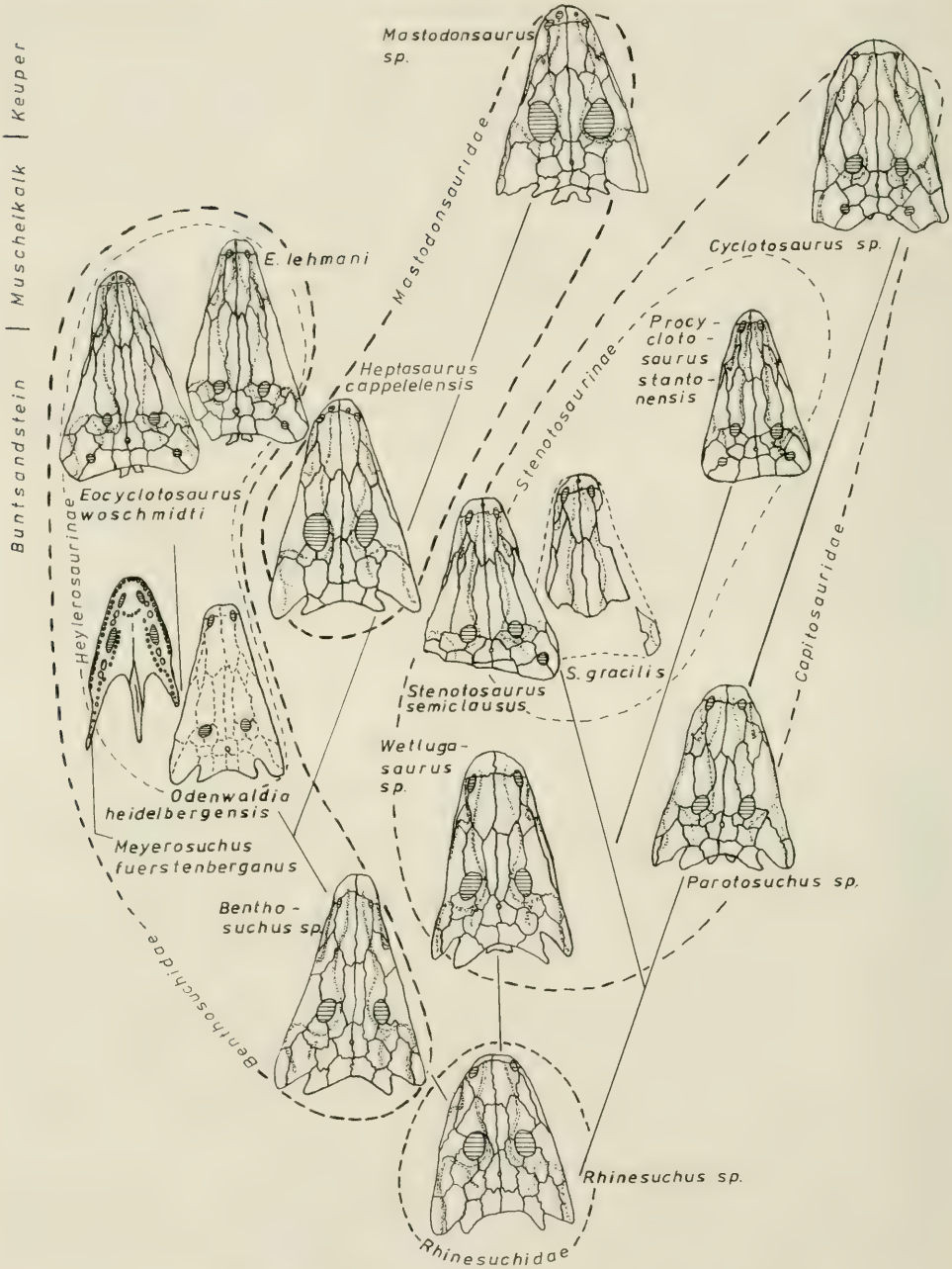


Abb. 10. Phylogenetische Entwicklung der Capitosauroidea. Stark gestrichelt: Familien. Dünn gestrichelt: Unterfamilien. Durchgehende Linien: phylogenetische Zusammenhänge.

(1970) ersichtlich ist. Dies ist unzutreffend, denn das Frontale hat keinen Anteil an der Begrenzung der Orbita. D. Ortlams Feststellungen wurden aber 1974 von R. Paton und 1978 von D. Heyler übernommen. In der Erstbeschreibung wurde

ferner die Sutur zwischen Frontale und Nasale nicht richtig erkannt. D. ORTLAM hielt eine Bruchlinie im Nasale, erheblich weiter vorne, für die Grenze zwischen den beiden Knochenelementen. Diese unrichtige Darstellung übernahm R. PATON (1974: 281, Fig. 18). Gerade aufgrund dieser unrichtigen Beobachtungen wurde *E. woschmidti* erstens als Capitosauride betrachtet (Frontale am Auge) und zweitens wurde ihm innerhalb dieser Familie eine Sonderstellung zugeschrieben (überlanges Frontale). Noch deutlicher wird der Unterschied von *Eocyclotosaurus* zu allen Capitosauriden bei Betrachtung des Gaumens. Dieser besitzt eine doppelte Apertura praemaxillaris, ein Merkmal, das D. ORTLAM noch nicht beobachten konnte, da der Gaumen erst später freipräpariert wurde.

Ähnliche Mißverständnisse führten auch zu der unrichtigen stammesgeschichtlichen Zuordnung von *E. lehmani.* D. HEYLER (1969) hat die doppelte Apertura praemaxillaris nicht erkannt und den Ausschluß des Frontale von der Umrandung der Orbita offensichtlich für kein bedeutendes Merkmal gehalten. Zusätzlich nahm er an, daß bei dem von ihm beschriebenen Exemplar MNHNP keine Lacrimalflexur des Infraorbitalkanals vorliege. Diese unrichtigen Feststellungen führten zu einer falschen systematischen Zuordnung. R. PATON (1974: 383) akzeptierte MNHNP als *Stenotosaurus* und M. SHISHKIN (1980: 117) nahm das angebliche Fehlen der Lacrimalflexur zum Anlaß, die neue Familie Heylerosauridae zu begründen.

Aufgrund der in vorliegender Arbeit dargelegten anatomischen Untersuchungen stellten sich die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Eocyclotosaurus woschmidti* wie folgt dar (Abb. 10).

Die Gattung *Eocyclotosaurus* besteht nach heutiger Kenntnis aus zwei Arten: dem kleineren *E. lehmani,* bei dem das Jugale deutlich keinen Anteil an der Begrenzung der Orbita hat, und dem etwas größeren *E. woschmidti,* bei dem das Jugale nicht so deutlich von der Begrenzung der Orbita ausgeschlossen ist. Zudem besitzt *E. woschmidti* Durchbrüche für die Aufnahme der Fangzähne des Unterkiefers, *E. lehmani* jedoch wahrscheinlich nicht. Beiden Arten gemeinsam ist der Ausschluß des Frontale von der Begrenzung der Orbita sowie die doppelte Apertura praemaxillaris.

Nächste Verwandtschaft zeigt die Gattung *Eocyclotosaurus* zu *Odenwaldia heidelbergensis* MORALES & KAMPHAUSEN 1984. Die Gattung *Odenwaldia* besitzt zwar noch einen offenen Ohrschlitz, der aber an seinem hinteren Ende schon etwas verengt ist, weist jedoch hinsichtlich des Gaumens (doppelte Apertura praemaxillaris) Ähnlichkeit mit *Eocyclotosaurus* und *Meyerosuchus* auf. *Odenwaldia* aus dem Mittleren Buntsandstein stellt somit einen der nächsten Verwandten von *Eocyclotosaurus* dar.

Aus stratigraphisch fast gleichem Niveau wie *Odenwaldia* stammt *Meyerosuchus fuerstenberganus.* Auch diese Art besitzt eine doppelte Apertura praemaxillaris, wie bei Exemplar SMF A300 deutlich zu sehen ist. Damit ist unzweifelhaft die enge Beziehung von *Eocyclotosaurus* zu *Odenwaldia* und *Meyerosuchus* erwiesen. Diese drei Gattungen sind deshalb in der Unterfamilie Heylerosaurinae zusammengefaßt. Die Heylerosaurinae können von *Benthosuchus* aus der Eotrias Rußlands abgeleitet werden. Die Familie Benthosuchidae selbst stammt sehr wahrscheinlich von rhinesuchiden Stegocephalen ab. Die stratigraphisch älteren Benthosuchidae besitzen wie die Familie Capitosauridae die ursprünglichen Merkmale des in der Anfangsentwicklung beider Familien geöffneten Ohrschlitzes und des Anteils der Jugalia an der Begrenzung der Orbitae. Benthosuchidae und Capitosauridae unterscheiden sich in erster Linie durch eine doppelte bzw. einfache Apertura praemaxillaris und keinen

bzw. einen Anteil des Frontale an der Begrenzung der Orbita. Aufgrund der doppelten Apertura praemaxillaris können die großwüchsigen Mastodonsauridae von den Benthosuchidae abgeleitet werden. Der Ausschluß des Jugale von der Begrenzung der Orbita ist dann ein innerhalb beider Familien unabhängig entwickeltes Merkmal. Innerhalb jeder dieser beiden betrachteten Familien hat es jedoch systematische Bedeutung.

Ebenfalls von rhinesuchiden Stegocephalen sind die Capitosauridae herzuleiten. Ihre frühesten Vertreter (*Wetlugasaurus* RIABININ) weisen noch den Ausschluß des Frontale von der Umrandung der Orbita auf. Die Apertura praemaxillaris ist aber bereits ungeteilt. Bei allen späteren Capitosauridae hat das Frontale Kontakt mit der Orbita. Ebenso wie die Benthosuchidae schließen auch die Capitosauridae im Zuge ihrer phylogenetischen Entwicklung den Ohrschlitz. *Parotosuchus* (mit offenem Ohrschlitz) kann deshalb als Vorfahre von *Cyclotosaurus* (runde Otica) angesehen werden. Neben der Entwicklung von *Parotosuchus* zu *Cyclotosaurus* gibt es bei den Capitosauridae aber auch eine zweite stammesgeschichtliche Linie, die in zwei anatomischen Merkmalen Konvergenzen zu den Heylerosaurinae zeigt. Es sind dies die Schmalschnauzigkeit und der Ausschluß des Jugale von der Begrenzung der Orbita. Diese Gattung (*Stenotosaurus* ROMER) fasse ich mit der Gattung *Procyclotosaurus* WATSON zur Unterfamilie Stenotosaurinae zusammen, da bei *Procyclotosaurus* die Schmalschnauzigkeit ebenfalls vorhanden ist, und das Jugale nur geringen Anteil an der Begrenzung der Orbita hat.

5.2. Ökologie

Die Beurteilung der ökologischen Verhältnisse im Oberen Buntsandstein ist, wie bei den meisten terrestrischen Sedimenten, wegen der schlechten Erhaltungsbedingungen für Organismen schwierig. Dennoch bieten die Stegocephalen und ihr Vorkommen im Buntsandstein einige Anhaltspunkte für die Rekonstruktion des Lebensraumes.

a. Ökologische Aussagen auf Grund der vorhandenen Faziesmerkmale. – Das umgebende Gestein der Funde ist bei allen hier behandelten Exemplaren ein fein- bis mittelkörniger Sandstein. Die Färbung ist an den einzelnen Fundpunkten unterschiedlich, sie reicht von kräftigem Rot in Rotfelden bis zu grauem Werkstein (grès à meules) in den Vogesen. Diese Unterschiede sind auf verschiedenen Fe-Gehalt zurückzuführen. Die Knochen selbst sind bei Exemplar SMNS 51562 vivianitisiert. Laut freundlicher Mitteilung von J.–C. GALL besteht der Knochen bei Exemplar SGR aus Apatit, $Ca_5(F,OH,Cl)(PO_4)_3$. Ein kleiner Knochensplitter des Gaumens von BMNH R5277 wurde am Paläontologischen Institut der Universität Erlangen durch W. C. DULLO mit Hilfe des energiedispersiven Röntgensystems (ORTEC) in Verbindung mit REM Stereoscan S 4–10 (Cambridge Instrument Co.) untersucht. Es konnten hier sowohl Fe- als auch Ca-Werte gemessen werden. Dieses Ergebnis zeigt, daß sowohl Vivianit als auch Apatit vorhanden sind. Vivianitisierte Ablagerungen in limnischen Gewässern deuten auf einen oligotrophen Lebensraum hin (T. BARTH, C. W. CORRENS & P. ESKOLA 1939). Oligotrophe, stehende Kleingewässer sind auch der häufigste Lebensraum rezenter Amphibien.

b. Ökologische Aussagen auf Grund morphologischer Merkmale der Stegocephalen-Schädel. – Der flache Schädelbau der meisten Stegocephalen läßt diese als Bewohner des flachen Süßwassers erscheinen, in dem sie lauernd auf Beutetiere Jagd gemacht haben. Hinsichtlich des Gebisses ergeben sich keine

Hinweise auf unterschiedliche Lebensweise der hier behandelten Capitosauroidea. Das Reusengebiß aller Formen ist fast identisch, so daß auch auf ähnliche Beutetiere geschlossen werden kann. Es waren vermutlich Fische, aber auch kleine Amphibien und Reptilien, denen eventuell an Land aufgelauert wurde. Das Beuteaufnehmen selbst kann als „Saugschnappen" (mündl. Mitt. G. v. WAHLERT), wie bei rezenten Amphibien, bezeichnet werden.

Neben diesen Gemeinsamkeiten der hier behandelten Stegocephalen gibt es aber auch einige Hinweise, die etwas unterschiedliche Lebensräume für *Eocyclotosaurus* auf der einen und *Stenotosaurus* auf der anderen Seite vermuten lassen.

1. *Stenotosaurus* weist ein deutliches Foramen praemaxillare auf. Bei *Eocyclotosaurus* ist dieses Foramen nur äußerst schwach entwickelt. Das Foramen praemaxillare stellt, wie bereits auf S. 53 erwähnt, den Ausgang der Glandula intermaxillaris dar. Diese Drüse ist bei rezenten Amphibien vor allem bei überwiegend landlebenden Formen gut entwickelt. Sie entsteht erst nach der Metamorphose, sowohl bei neotenen als auch nicht-neotenen Formen. Die Glandula intermaxillaris dient als Schleimdrüse zur Feuchthaltung der Haut und des Seitenliniensystems während des Landaufenthalts von Amphibien (C. FAHRENHOLZ 1937). Das wesentlich größere Foramen praemaxillare läßt somit auf eine besser entwickelte Glandula intermaxillaris bei *Stenotosaurus* gegenüber *Eocyclotosaurus* schließen. Dies deutet auf Anpassung an zumindest zeitweilig längeren Landaufenthalt bei *Stenotosaurus* hin.

2. *E. woschmidti* weist Fangzahndurchbrüche auf (bei *E. lehmani* nicht festgestellt). Fangzahndurchbrüche sind bei Stegocephalen bekannt, die überwiegend aquatisch gelebt haben, wie *Mastodonsaurus*. Ebenso weisen Krokodile gelegentlich derartige Durchbrüche auf, während sie bei landlebenden Echsen unbekannt sind. Auch dies würde somit *Eocyclotosaurus* als die besser an das Leben im Wasser angepaßte Form ausweisen.

3. Der etwas flachere Schädelbau von *Eocyclotosaurus* ließe sich ebenfalls als bessere Anpassung an aquatisches Leben gegenüber *Stenotosaurus* ansehen.

5.3. Stratigraphie

Die stratigraphische Einordnung der bearbeiteten Amphibien ist schwierig, nicht nur deshalb, weil die genauen Horizonte der früheren Funde (FSD, SMF A300, SMNS 51561, BMNH R5276/R5277) bei der Erstbeschreibung nicht angegeben worden sind, sondern auch, weil die Buntsandsteinstratigraphie an sich umstritten ist. Durch die freundl. Hilfe D. ORTLAMS konnten die Funde aber nachträglich stratigraphisch eingeordnet werden (Abb. 11).

Exemplar FSD wurde bereits durch F. A. v. ALBERTI 1864 und H. v. MEYER 1855 in den sog. Kieseligen Sandstein gestellt. Dies ist ein Schichtglied im Liegenden des Violetten Horizontes VH 2 und somit nach D. ORTLAM bereits den höchsten Schichtgliedern des Mittleren Bundsandsteins zuzuordnen. Nach D. ORTLAM (1968) soll der Fundpunkt an der Basis des Kieseligen Sandsteins direkt über dem Violetten Horizont VH 1 liegen.

Das Exemplar SMF A300 stammt nach T. EDINGER 1937 aus dem Mittleren Buntsandstein (smc2 nach T. EDINGER 1937). Der genaue Horizont ist nach freundl. schriftlicher Mitteilung D. ORTLAMS vom 6. 8. 1982 die etwa in der Mitte zwischen VH 1c und VH 2 gelegene „Dolomitbreccie", er ist also im oberen Mittleren Buntsandstein gelegen. Dieser Bereich wird heute in die Hardegsen-Folge gestellt (GEYER & GWINNER 1968: 74, Abb. 25). In den gleichen Horizont ist SMNS 51561 zu stellen.

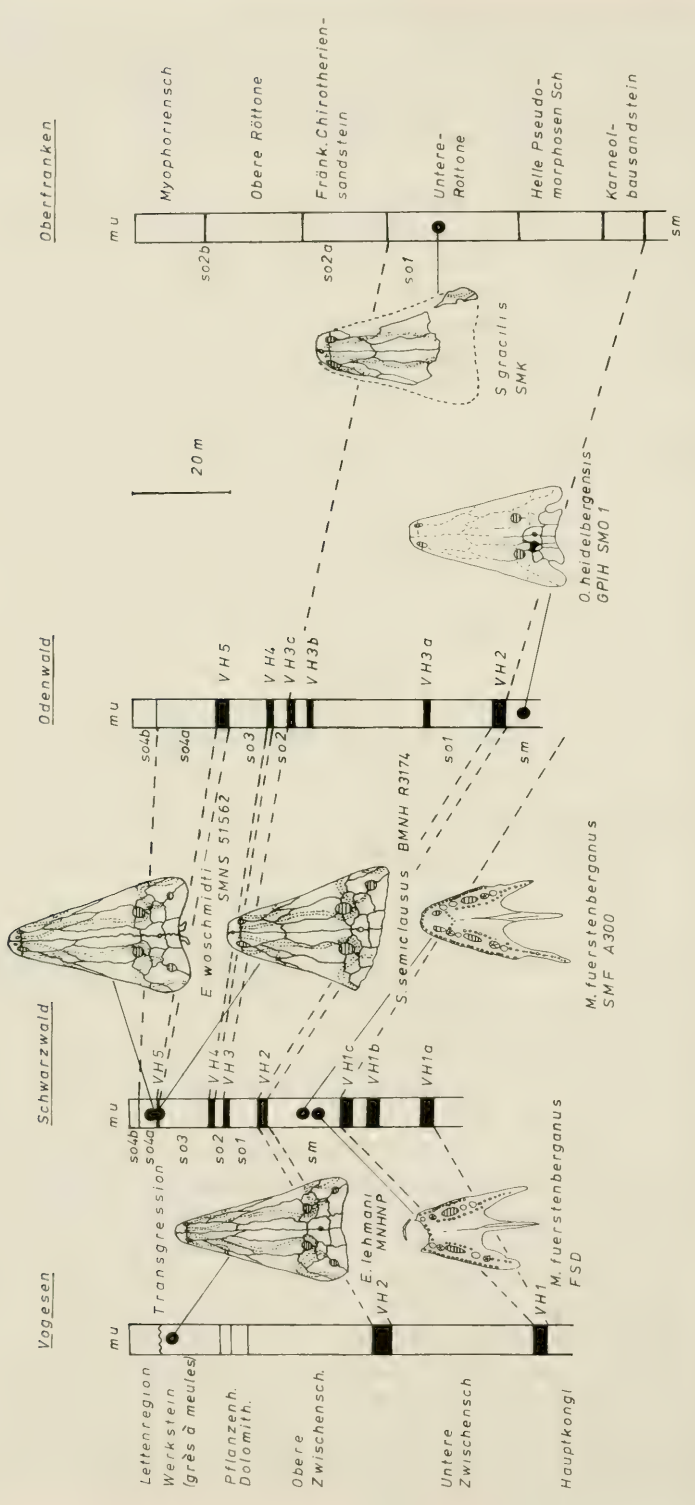


Abb. 11. Die Fundhorizonte von Stegocephalen im Mittleren und Oberen Buntsandstein (nach D. Ortlam 1971, z. T. nach J. C. Gall 1971, 1976).

Exemplar BMNH R5276/R5277 ist nach D. ORTLAM in den Violetten Horizont VH 5 zu stellen, gehört also bereits dem Oberen Buntsandstein an. Etwa gleiches Alter hat *Stenotosaurus gracilis* aus Oberfranken. Laut freundl. Mitteilung von F. LEITZ ist er in die Unteren Röttone zu stellen. Trotz der großen Distanz zur Buntsandstein-Muschelkalk-Grenze (S. 42) gehören diese Schichten in Franken noch dem Oberen Buntsandstein an. Die Exemplare aus den Vogesen sind dem Werkstein (Grès à Meules) zuzuordnen. Er entspricht dem so2, könnte aber nach J. C. GALL (1976) bereits in den so3 gehören. Von Exemplar SMNS 51562 steht der Horizont (so4a) nach D. ORTLAM (1970: 574) eindeutig fest. D. ORTLAM korreliert 1970 die Fundschicht des Exemplars mit dem Fränkischen Chirotheriensandstein.

Das einzige in vorliegender Arbeit besprochene Exemplar mit erwiesenermaßen offenem Ohrschlitz (*Odenwaldia)* stammt nach W. SIMON (1961: 129) aus dem Konglomerat-Horizont des höchsten Mittleren Buntsandsteins, kommt also exakt vom gleichen Fundhorizont, aus dem SMF A300 stammt. Das Exemplar BMNH R3174 aus dem „Lower Keuper"-Sandstein von England wird durch R. PATON (1974: 286) ins frühe Ladin gestellt. Dies ist aber keineswegs gesichert. Eine Parallelisierung mit dem Anis scheint mir wegen der großen Mächtigkeit des „Lower Keuper"-Sandstein wahrscheinlicher. Somit wäre das englische Exemplar etwas jünger als die mitteleuropäischen Funde.

6. Literatur

ALBERTI, F. A. v. (1864): Ueberblick über die Trias, mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. XX + 353 S., 2 Taf.; Stuttgart (Cotta).

BARTH, T., CORRENS, C. W. & ESKOLA, P. (1939): Die Entstehung der Gesteine. VIII + 420 S., 210 Abb.; Berlin (Springer).

BOAS, J. E. V. (1914): Die Schläfenüberdachung und das Palatoquadratum in ihrem Verhältnis zum übrigen Schädel bei den Dipnoern und den terrestren Wirbeltieren. – Morph. Jb. **49**: 229–307; Leipzig.

BOULENGER, G. A. (1914): An annotated list of the batrachians and reptiles collected by the British Ornithologist's Union Expedition, and the Wollaston Expedition in Dutch New Guinea. – Trans. zool. Soc. Lond., **20**: 247–274; London.

BROWN, B. (1933): A new genus of Stegocephalia from the Trias of Arizona. – Amer. Mus. Novit., **640**: 1–4; New York.

BYSTROW, A. P. (1935): Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltiere. I. Mitteilung. Schädel der Stegocephalen. – Acta Zool., **16**: 65–141; Stockholm.

ECK, H. v. (1884): Geognostische Karte der Umgegend von Lahr mit Profilen und Erläuterungen. – *In*: LUEGER, O.: Die Wasserleitung der Stadt Lahr. 116 S., 2 Taf.; Lahr.

EDINGER, T. (1937): *Capitosaurus*-Gaumen und Unterkiefer aus süddeutschem Haupt-Buntsandstein. – Senckenbergiana, **19**: 181–192; 3 Abb.; Frankfurt a. M.

EFREMOV, I. A. (1929): *Benthosuchus sushkini,* ein neuer Labyrinthodont der permo-triasischen Ablagerungen des Sarschenga-Flusses, Nord-Düna Gouvernement. – Bull. Acad. Sci. URSS, Cl. Math.-Nat., **1929**: 758–770; Leningrad.

– (1937): On the stratigraphic subdivision of the continental Permian and Triassic of the USSR on the basis of the fauna of early tetrapoda. – Dokl. Akad. Nauk, **16/2**: 121–126; Moskau. – [Russ., English summary]

– (1940): Preliminary description of the new Permian and Triassic tetrapoda from USSR. – Trudy Pal. Inst., **10/2**: 1–156: Moskau. – [Russ., English summary]

– (1940): O labirintodontach is eotriasnich otloschenii Werchney Wolgi. – Trudy Pal. An. SSSR, Mem. **1940/10**: 6–23: Moskau. – [Russ.]

FAHRENHOLZ, C. (1937): Drüsen der Mundhöhle. – *In*: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **3**: 115–210; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).

FRAAS, E. (1889): Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias.-Paläontogr., **36**: 1–158; Stuttgart.

– (1896): Die Schwäbischen Triassaurier aus dem Material der Kgl. Naturalien-Sammlung in Stuttgart zusammengestellt. 18 S., 10 Abb., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1913): Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias.-Paläontogr., **60**: 275–294; Stuttgart.

GALL, J.-C. (1971): Faunes et paysages du grès à *Voltzia* du nord des Vosges. Essai palécologique sur le Buntsandstein supérieur. – Mém. Serv. Carte géol. Alsace Lorraine (Strasbourg), **34**: 1–318; Paris.

– (1976): Der Buntsandstein der Nordvogesen. – Exkursionsführer zur 46. Jahresversammlung der Paläontologischen Gesellschaft in Karlsruhe, 1–17, 6 Abb., 13 Taf.; Karlsruhe.

GETMANOV, S. N. (1982): Labirintodont iz nizhnego triasa Obschego Syrta. – Pal. Zhur., **1982**/2: 103–108; Moskau. – [Russ.]

HALLER, V. v. HALLERSTEIN (1934): Kranialnerven. – *In*: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **2**/1: 541–684; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg)

HARTMANN-WEINBERG, A. P. & KUZMIN, T. M. (1936): Untertriadische Stegocephalen der Oko-Zna Antiklinale. II. *Capitosaurus volgensis* nov. sp. – Problems of Pal., **1**: 35–63; Moskau.

HEYLER, D. (1969): Un nouveau Stégocéphale du Trias inférieur des Vosges, *Stenotosaurus lehmani*. – Ann. Pal. (Vert.) **55**: 73–85; Paris.

– (1976): Faune du Buntsandstein VI. Sur *Stenotosaurus lehmani*, Stégocéphale des Vosges, d'après un crâne de la collection GRAUVOGEL-GALL. – Ann. Pal. (Vert.) **62**: 127–158; Paris.

HUENE, F. v. (1910): Neubeschreibung des permischen Stegocephalen *Dasyceps bucklandi* (Lloyd) aus Kenilworth. – Geol. Pal. Abh., **12**: 325–338; Berlin.

– (1922): Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. – Acta Zool. Stockh., **3**: 395–460; Stockholm.

– (1932): Ein neuartiger Stegocephalenfund aus dem oberhessischen Buntsandstein. – Pal. Z. **14**: 200–229; Berlin.

– (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. XVI + 716 S., 690 Abb.; Jena (Fischer).

JAEKEL, O. (1922): Neues über Hemispondyla. – Pal. Z. **5**: 1–25; Berlin.

JUX, U. & PFLUG, H. D. (1958): Alter und Entstehung der Triasablagerungen und ihrer Erzvorkommen am rheinischen Schiefergebirge, neue Wirbeltierreste und das Chirotheriumproblem. – Abh. hess. L.-A. Bodenforsch., **27**: 1–50; Wiesbaden.

KALANDADZE, N. N. et al. (1968): Katalog permskikh i triasovykh tetrapod SSSR. – *In*: Verkhnepaleoiskie i mesozoiskie semnovodye i presmy kaiuschchiesia SSSR: 72–91; Moskau. – [Russ.]

KAMPHAUSEN, D. (1983): *Stenotosaurus gracilis*, ein neuer Capitosauride (Stegocephalia) aus den Unteren Röttonen Oberfrankens. – N. Jb. Geol. Pal. Mh., **1983**/2: 119–128; Stuttgart.

KAMPHAUSEN, D. & MORALES, M. (1981): *Eocyclotosaurus lehmani*, a new combination for *Stenotosaurus lehmani* HEYLER, 1979 (Amphibia). – N. Jb. Geol. Pal. Mh., **1981**/11: 651–656; Stuttgart.

KRAUS, O. (1970): Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur. 2. Auflage, IX + 92 S.; Frankfurt/Main (Kramer).

KUHN, O. (1932): Labyrinthodonten und Parasuchier aus dem mittleren Keuper von Ebrach in Unterfranken. – N. Jb. Min. Geol. Pal., Abt. B, **69**: 94–144; Stuttgart.

– (1933): Labyrinthodontia. – Fossilium Catalogus 1, Animalia **61**: 1–114; s'Gravenhage.

– (1960): Amphibia Supplementum. Fossilium Catalogus 1, Animalia **97**: 1–164; s'Gravenhage.

LEHMAN, J. P. (1955): Les Stégocéphales du nord-ouest de Madagascar. – C. R. Acad. Sci., B. **241**: 82–84; Paris.

– (1955): Les fusions d'os exosquelettiques (dermiques) chez les Stégocéphales. – C. R. Acad. Sci., B **241**: 1154–1157; Paris.

MEYER, H. v. (1835): Recherches sur les ossements fossiles de grès bigarré de Soultz-les-Bains. – Mem. Soc. Sci., **2**: 1–17; Nancy.

– (1838): Verschiedene Schweizer Fossilien. – N. Jb. Min. Geol. Pal., **1838**: 413–418; Stuttgart.

– (1847): Verschiedene fossile Vertebraten. – N. Jb. Min. Geol. Pal., **1847**: 454–456; Stuttgart.

– (1855): Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. VIII + 167 S., 70 Taf.; Frankfurt/Main (Keller).

– (1858): Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. – Palaeontogr., **6**: 221–245; Stuttgart.

MOODIE, R. L. (1908): The lateral line system in extinct Amphibia. – Jour. Morph. **19**: 511–540; Philadelphia.

MORALES, M. & KAMPHAUSEN, D. (1984): *Odenwaldia heidelbergensis*, a new Benthosuchid Stegocephalian from the Middle Buntsandstein of the Odenwald, Germany. – N. Jb. Geol. Pal. Mh., **1984**/11: 673–683; Stuttgart.

MÜLLER, A. H. (1966): Lehrbuch der Paläozoologie, **3.** Vertebraten; Teil 1, Fische im weiteren Sinne und Amphibien. XVI + 638 S., 698 Abb.; Jena (Fischer).

MÜNSTER, G. v. (1836): Verschiedene Versteinerungen. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1836**: 580–583; Stuttgart.

MUNDLOS, R. (1976): Wunderwelt im Stein. 280 S. zahlr. Abb.; Gütersloh (Bertelsmann).

NILSSON, T. (1942): *Sassenisaurus*, a new genus of eotriassic Stegocephalians from Spitzbergen. – Bull. geol. Inst. Univ. Uppsala, **30**: 91–102; Uppsala.

– (1946): On the genus *Peltostega* WIMAN and the classification of the Triassic stegocephalians. – Kung. Svensk. Vetenskapsakad. Handl., (3) **23**/3: 3–55; Stockholm.

OĆEV, V. (1958): Noviye danniye po faunye triasovikh pozvonochnikh Orenburgskogo Priural'ya. – Dokl. Akad. Nauk. SSSR, **122**/3: 485–488; Moskau. – [Russ.]

– (1966): Sistematika i filogeniya kapitosavroidnikh labirintodontov. 184 S., 8 Abb.; Saratov. – [Russ.]

ORTLAM, D. (1968): Neue Ergebnisse aus dem höheren Buntsandstein des nördlichen Schwarzwaldes und des Kraichgaues. – Geol. Jb., **86**: 693–750; Hannover.

– (1970): *Eocyclotosaurus woschmidti* n.g. n.sp. – ein neuer Capitosauride aus dem Oberen Buntsandstein des nördlichen Schwarzwaldes. – N. Jb. Geol. Pal. Mh., **1970**/9: 560–580; Stuttgart.

– (1971): Paleosols and their Significance in Stratigraphy and applied Geology in the Permian and Triassic of Southern Germany. – *In*: YAALON, A. H.: Paleopedology – Origin, Nature and Dating of Paleosols: 321–327; Jerusalem (Univ. Press).

– (1974): Inhalt und Bedeutung fossiler Bodenkomplexe in Perm und Trias von Mitteleuropa. – Geol. Rundschau, **63**/3: 850–884; Stuttgart.

OWEN, R. (1842): On the teeth of a species of the genus *Labyrinthodon* (*Mastodonsaurus* of JAEGER), common to the German Keuper formation and the Lower Sandstone of Warwick and Leamington. – Trans. Geol. Soc. Lond., **6**: 503–513; London.

PATON, R. L. (1974): Capitosaurid labyrinthodonts from the Trias of England. – Paleontology, **17**/2: 253–289; London.

– (1976): A replacement name for *Parotosaurus* JAEKEL (Amphibia: Labyrinthodontia). – Paleontology, **19**/2: 415–416; London.

PIVETEAU, J. (1955): Traité de Paléontologie. **5**. Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, 1113 S., 976 Abb., 7 Taf.: Paris (Masson).

PLIENINGER, T. (1852): *Belodon Plieningeri* H. v. Meyer. Ein Saurier der Keuperformation. – Jh. Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg, **8**: 389–525; Stuttgart.

RIABININ, A. N. (1930): *Wetlugasaurus angustifrons* nov. gen., nov. sp. is nichnego triasa Vetluschskovo kraja. – Eschegodn. Poss. Pal., **8**: 49–76; Leningrad. – [Russ.]

ROEPKE, W. (1923): Der Schädelbau von *Capitosaurus nasutus*. – Geol. Archiv., **1**: 65–81; Königsberg.

– (1930): *Menthosaurus waltheri* n. g. n. sp. Ein neuer Stegocephale aus dem unteren

Muschelkalk von Nietleben bei Halle a. S. – Leopoldina, **6** (Festschrift J. WALTHER): 587–599; Halle.

ROMER, A. S. (1947): Review of the Labyrinthodontia. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, **99**/1: 1–368; Cambridge.

– (1966): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt und bearbeitet von A. FRICK. 2. Auflage. XII + 536 S., 407 Abb.; Hamburg (Parey).

SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1935): On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland. – Meddelelser om Grønland, **98**/3: 1–211; Kopenhagen.

SCHALCH, F. (1899): Geologische Spezialkarte des Großherzogtums Baden. Erläuterungen zu Blatt Villingen (110). 78 S.; Heidelberg.

SCHÄFER, W. (1962): Aktuopaläontologie nach Studien in der Nordsee. VIII + 666 S., 277 Abb., 36 Taf.; Frankfurt/Main (Kramer).

SCHMIDT, M. (1907): Labyrinthodontenreste aus dem Hauptkonglomerat von Altensteig im württembergischen Schwarzwald. – Mitt. geol. Abt. kgl. württ. statist. Landesamt, **2**; Stuttgart.

– (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 S., 2300 Abb.; Öhringen (Rau).

SCHROEDER, H. C. (1913): Ein Stegocephalenschädel von Helgoland. – Jb. Preuss. geol. Landesanst., **33**/2: 232–264; Berlin.

SHISHKIN, M. A. (1980): Novoe semenystwo triasovikh labirintodontov Luzocephalidae. – Pal. Zhur., **1980**: 104–119; Moskau. – [Russ.]

SHISHKIN, M. A. & LOZOVSKIY, V. R. (1979): Labirintodonti iz triasa Yuzhnogo Primor'ya. – Dokl. Akad. Nauk SSSR, **246**/1: 201–205; Moskau. – [Russ.]

SIMON, W. (1961): Ein Riesenlurch aus dem Odenwald: Fundbericht von Waldkatzenbach am Katzenbuckel. – Der Aufschluß, **12**: 128–130; Göttingen.

SMITH-WOODWARD, A. (1904): On two new labyrinthodont skulls of the genera *Capitosaurus* and *Aphaneramma*. – Proc. zool. Soc., **2**: 170–176; London.

STADTMÜLLER, F. (1936): Kranialnerven und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. – *In*: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **4**: 501–698; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).

SWINTON, W. E. (1927): A new species of *Capitosaurus* from the Trias of the Black Forest. – Ann. Mag. nat. Hist. (9), **20**/116: 117–186; London.

TRUSHEIM, F. (1935): Ein Stegocephalenrest aus dem Quaderkalk von Rottenbauer bei Würzburg. – Cbl. Min. Geol. Paläont., B., **1935**: 253–255; Stuttgart.

– (1935): Ein Labyrinthodontenrest aus dem Buntsandstein des Spessarts. – Cbl. Min. Geol. Paläont., B, **1935**: 294–298; Stuttgart.

– (1937): Ein neuer Stegocephalenrest aus dem Buntsandstein Mainfrankens. – Cbl. Min. Geol. Paläont., B, **1937**: 249–259; Stuttgart.

WATSON, D. M. S. (1919): The structure, evolution and origin of the Amphibia. The „Orders" Rhachitomi and Stereospondyli. – Phil. Trans. roy. Soc. Lond., (B) **209**: 1–73; London.

– (1958): A new Labyrinthodont (*Paracyclotosaurus*) from the Upper Trias of New South Wales. – Bull. Brit. Mus. nat. Hist., Geol., **3**: 233–263; London.

– (1962): The evolution of the Labyrinthodonts. – Phil. Trans. roy. Soc. Lond., (B) **245**: 219–265; London.

WELLES, S. P. (1947): Vertebrates from the Upper Moenkopi Formation of northern Arizona. – Univ. Calif. Publ. geol. Sci., **27**: 241–289; Los Angeles.

WELLES, S. P. & COSGRIFF, J. (1965): A revision of the Labyrinthodont family Capitosauridae. – Univ. Calif. Publ. geol. Sci., **54**: 148 S.; Berkeley & Los Angeles.

WEPFER, E. (1923): Der Buntsandstein des badischen Schwarzwaldes und seine Labyrinthodonten. – Monogr. Geol. Paläont., (2), **1**: 1–101; Berlin.

WIMAN, C. (1914): Über das Hinterhaupt der Labyrinthodonten. – Bull. geol. Inst. Uppsala, **12**: 1–8; Uppsala.

ZITTEL, K. A. v. (1890): Handbuch der Palaeontologie. 1. Abt., Palaeozoologie. **3**. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia). XII + 1890 S., 719 Abb.; München und Leipzig (Oldenbourg).

– (1911): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) II. Abt.: Vertebrata. 2. Auflage. V + 598 S., 749 Abb.; München & Berlin (Oldenbourg).

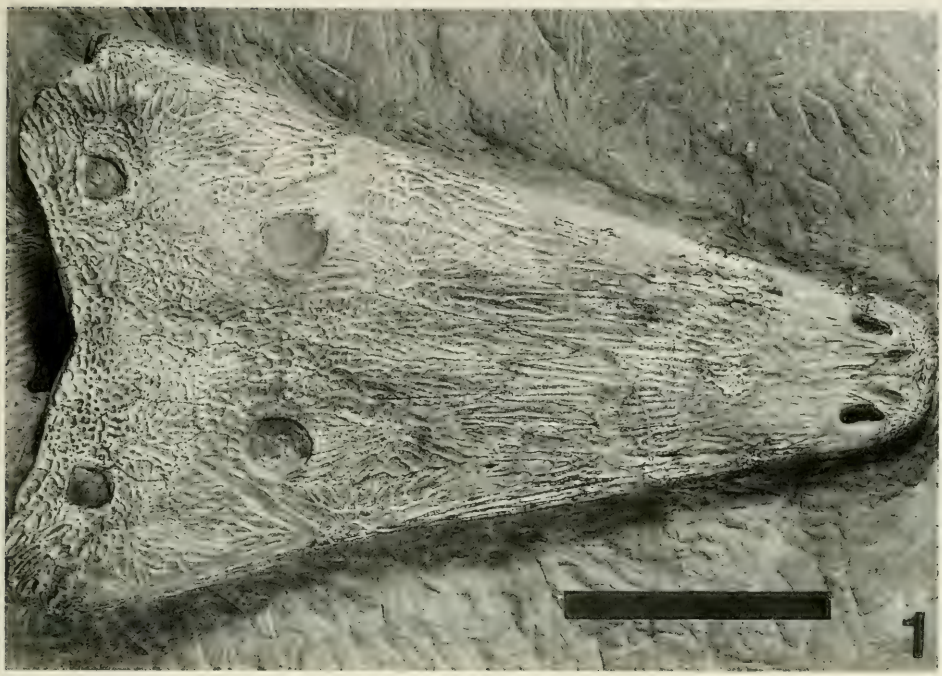
Anschrift des Verfassers:

Dr. D. Kamphausen, Fränkische-Schweiz-Museum, Tüchersfeld, D-8573 Pottenstein.

Tafel 1

Fig. 1. *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM; Schädel von dorsal; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 100 mm.

Fig. 2. *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM; Schädel von ventral; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 100 mm.

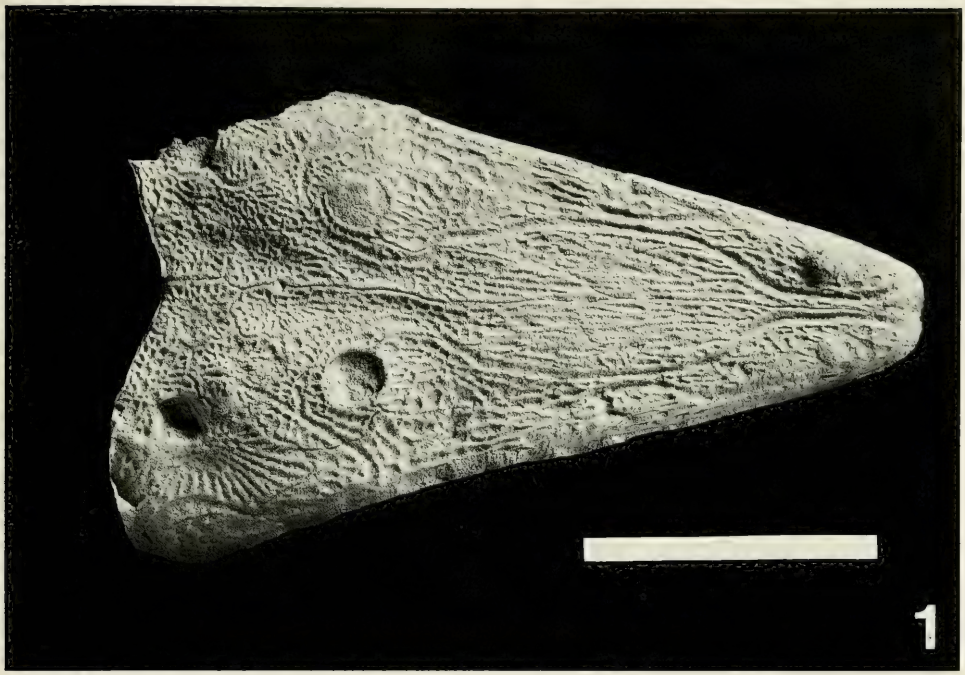

1

2

Tafel 2

Fig. 1. *Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER); Schädel von dorsal; Exemplar MNHNP. – Maßstab = 100 mm.

Fig. 2. *Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER); Schädel von ventral; Exemplar MNHNP. – Maßstab = 100 mm.

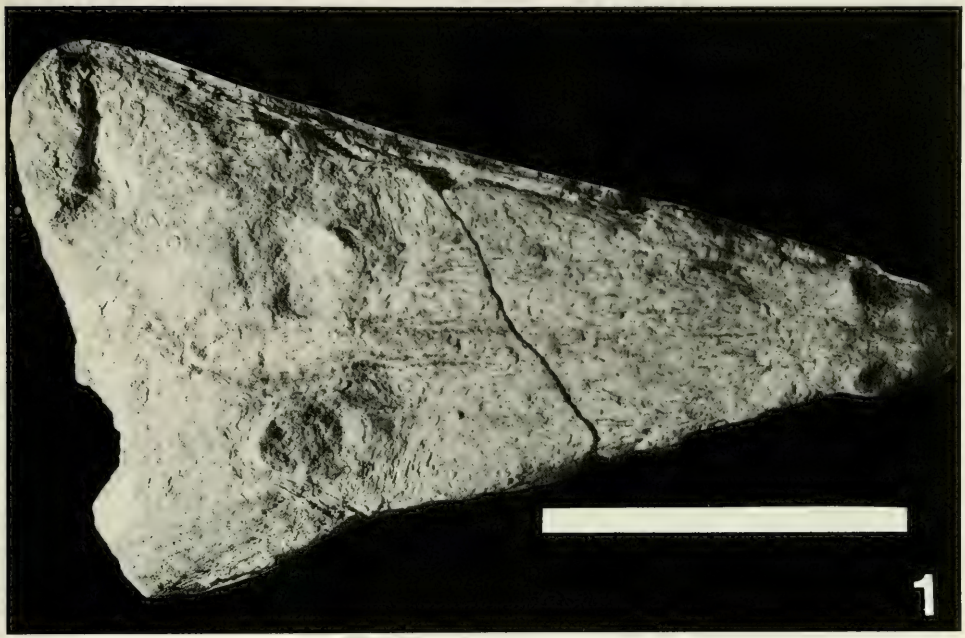

1

2

Tafel 3

Fig. 1. *Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER); Schädel von dorsal; Exemplar SGR. – Maßstab = 100 mm.

Fig. 2. *Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER); Schädel von ventral; Exemplar SGR. – Maßstab = 100 mm.


1

2

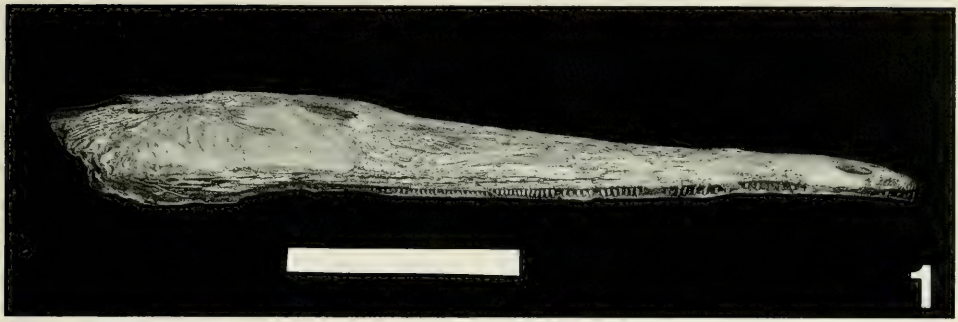
Tafel 4

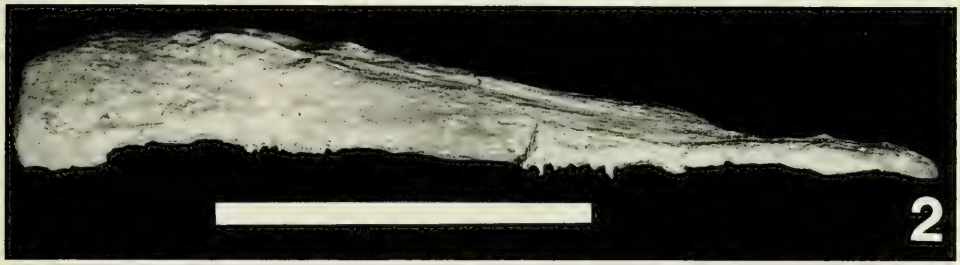
Fig. 1. *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM; Schädel von lateral; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 100 mm.

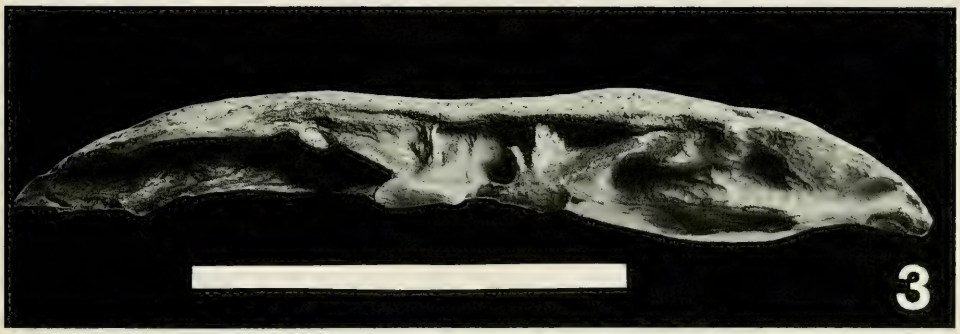
Fig. 2. *Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER); Schädel von lateral; Exemplar SGR. – Maßstab = 100 mm.

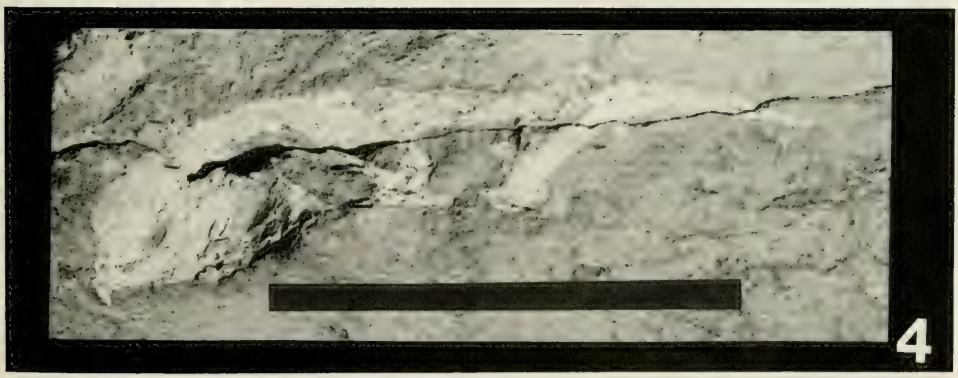
Fig. 3. *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM; Schädel von occipital; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 100 mm.

Fig. 4. *Eocyclotosaurus lehmani* (HEYLER); Schädel von occipital; Exemplar SGR. – Maßstab = 100 mm.


1


2


3


4

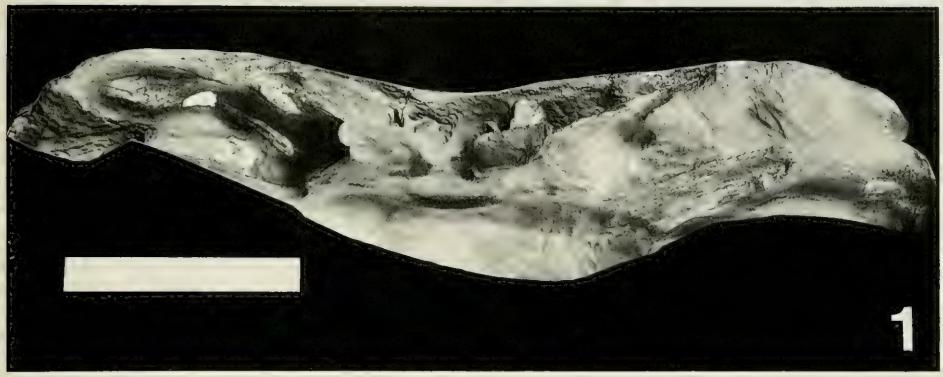
Tafel 5

Fig. 1. *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam; Schädel von occipital; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 50 mm.

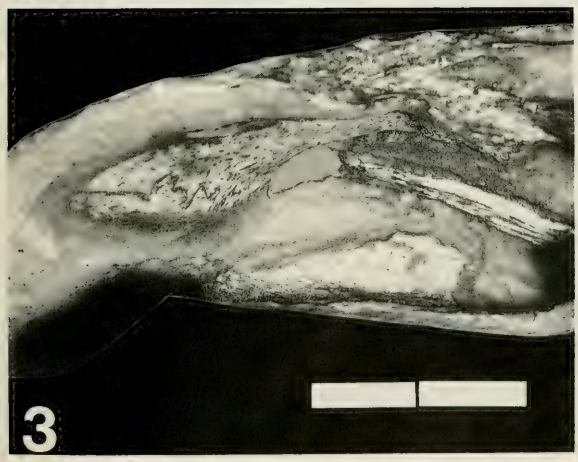
Fig. 2. *Eocyclotosaurus woschmidt* Ortlam; Schädel von occipital; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 50 mm.

Fig. 3. *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam; rechte Ohröffnung von ventral, mit Stapes; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 20 mm.

Fig. 4. *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam; rechte Ohröffnung von dorsal; Exemplar SMNS 51516. – Maßstab = 20 mm.


1

2

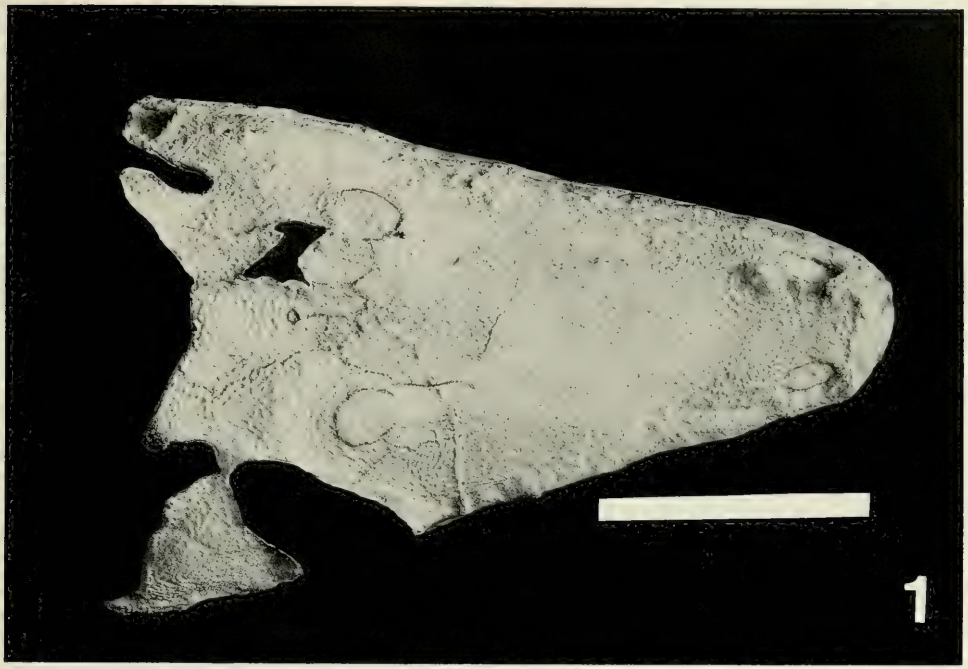

3

4

Tafel 6

Fig. 1. *Odenwaldia heidelbergensis* MORALES & KAMPHAUSEN; Silikonausguß des Schädeldachabdruckes von dorsal; Exemplar SMO 1. – Maßstab = 100 mm.

Fig. 2. *Odenwaldia heidelbergensis* MORALES & KAMPHAUSEN; Steinkern von dorsal; Exemplar SMO 1. – Maßstab = 100 mm.

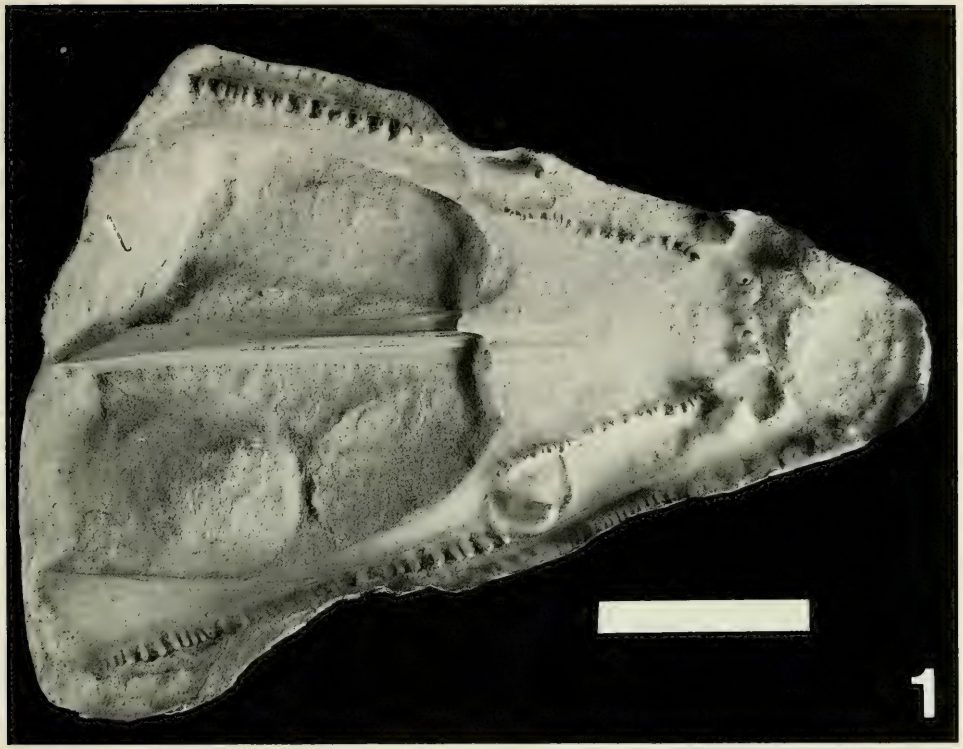

1

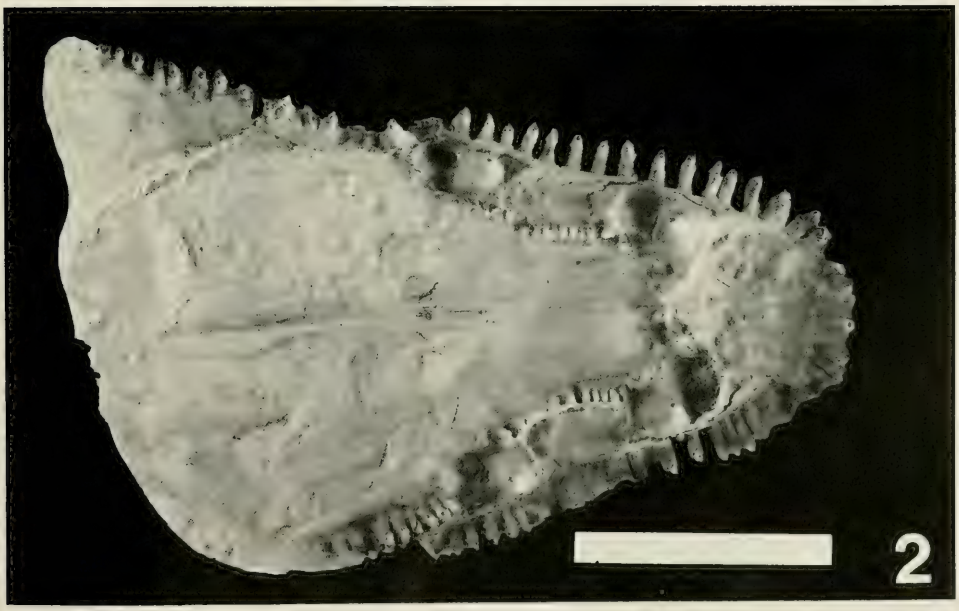
2

Tafel 7

Fig. 1. *Meyerosuchus fuerstenberganus* (v. Meyer); Silikonausguß des Gaumenabdruckes von ventral; Exemplar FSD. – Maßstab = 50 mm.

Fig. 2. *Meyerosuchus fuerstenberganus* (v. Meyer); Silikonausguß des Gaumenabdruckes von ventral; Exemplar SMF A300. – Maßstab = 50 mm.


1

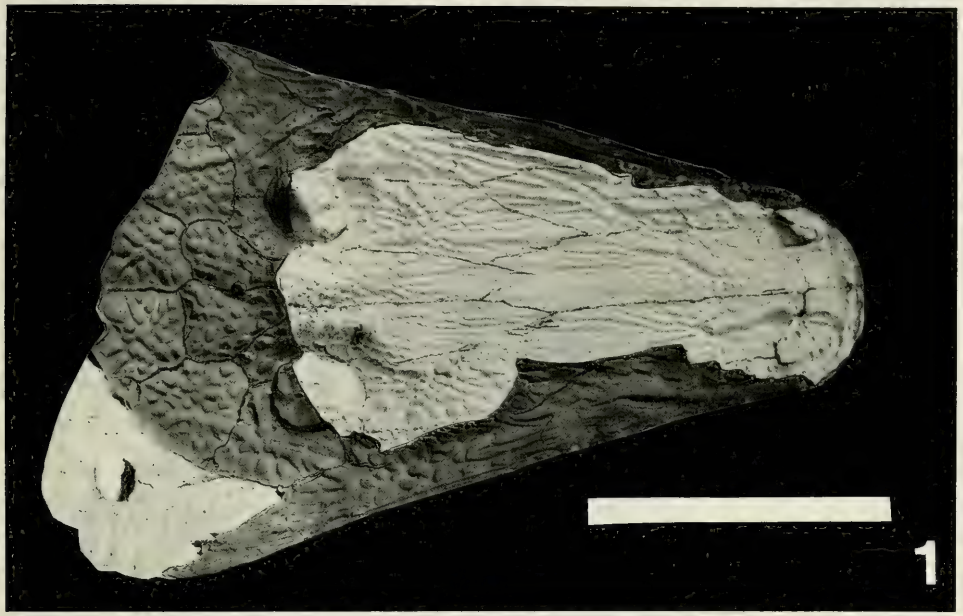

2

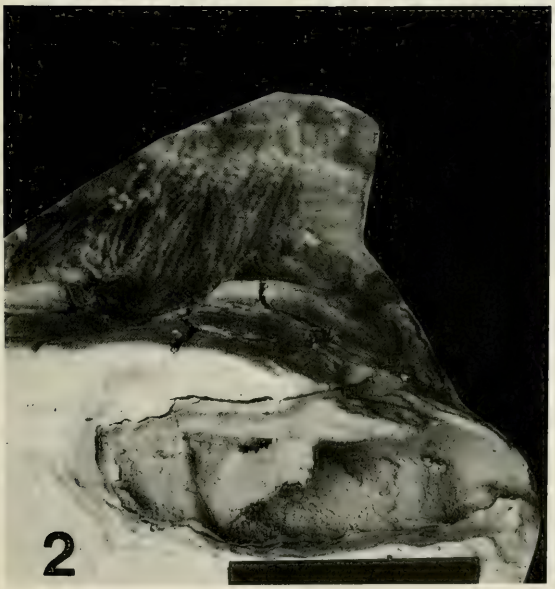
Tafel 8

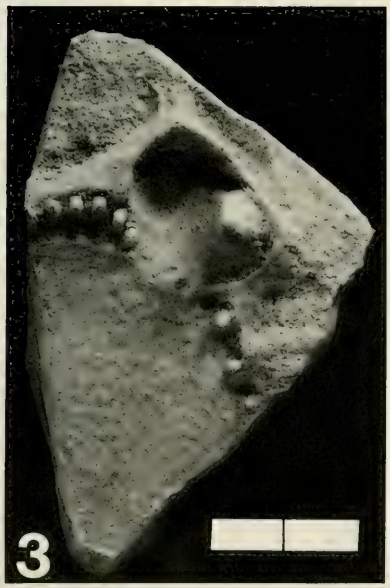
Fig. 1. *Stenotosaurus gracilis* KAMPHAUSEN; Silikonausguß des rostralen Schädeldaches und der rechten Occipitalregion von dorsal, übrige (dunklere) Teile ergänzt; Exemplar SMK. – Maßstab = 100 mm.

Fig. 2. *Stenotosaurus gracilis* KAMPHAUSEN; Silikonausguß der rechten Occipitalregion von occipital; Exemplar SMK. – Maßstab = 50 mm.

Fig. 3. *Meyerosuchus fuerstenberganus* (v. MEYER); Silikonausguß der rechten Gaumenseite von ventral; Exemplar SMNS 51561. – Maßstab = 50 mm.


1

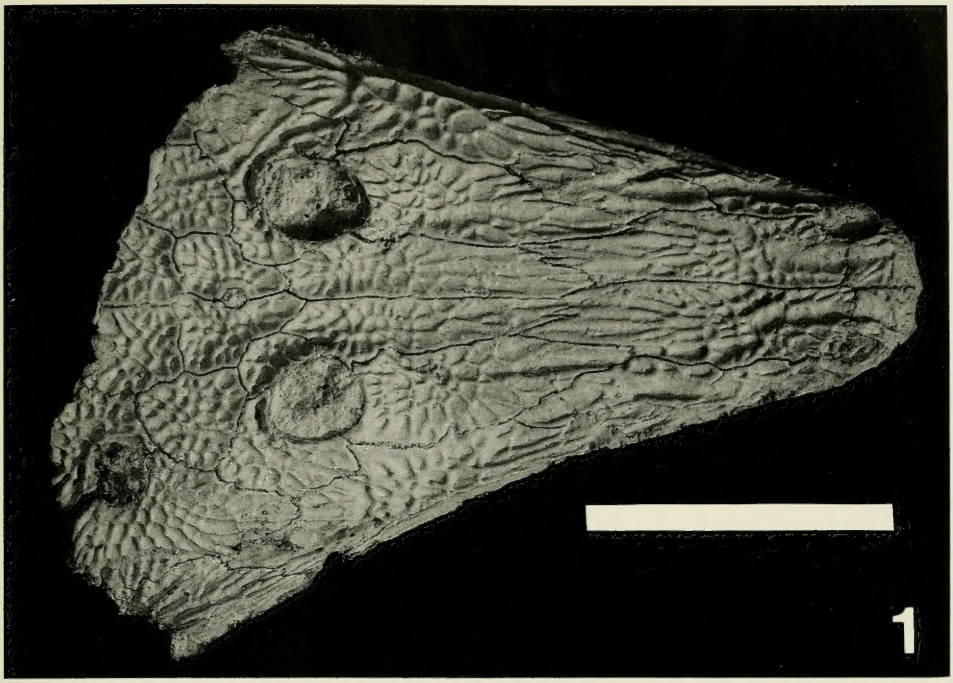

2

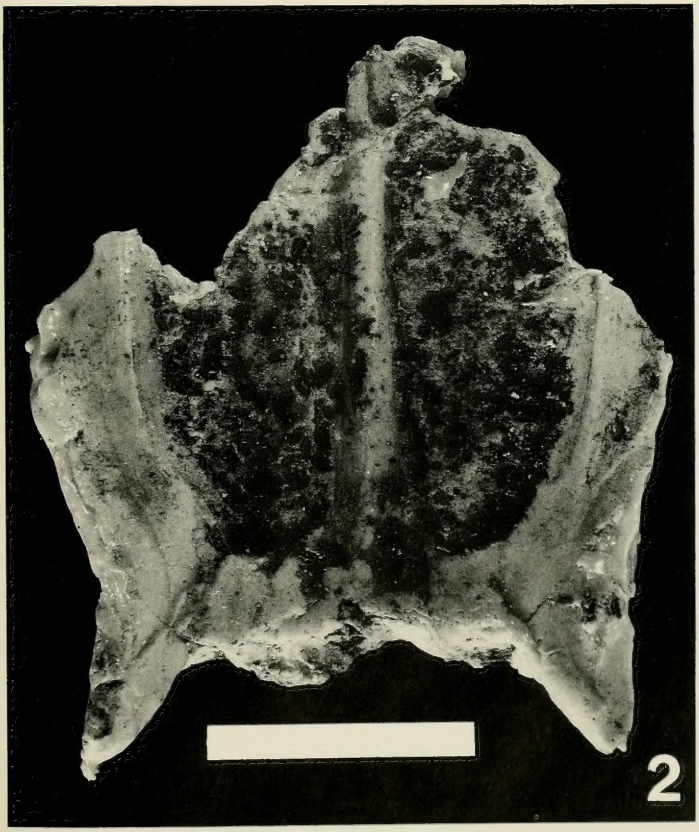

3

Tafel 9

Fig. 1. *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON); Silikonausguß des Schädeldaches von dorsal; Exemplar BMNH R5276. – Maßstab = 100 mm.

Fig. 2. *Stenotosaurus semiclausus* (SWINTON); Epoxidabguß des Steinkerns von ventral; Exemplar BMNH R5277. – Maßstab = 50 mm.


1


2

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5577

ISSN 0341-0153
Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch